

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Zoología y Antropología Física



**ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN DE LA FAUNA
FLUVIAL EN EL PARQUE NACIONAL DE CABAÑEROS:
EFECTOS DE LA DEGRADACIÓN DEL HÁBITAT Y DE
LA INTRODUCCIÓN DE ESPECIES EXÓTICAS**

MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR

David Almeida Real

Bajo la dirección del doctor
Benigno Elvira Payán

Madrid, 2008

- **ISBN: 978-84-692-1741-2**

Universidad Complutense de Madrid

Facultad de Biología

Departamento de Zoología y Antropología Física



**Ecología y conservación de la fauna fluvial en el
Parque Nacional de Cabañeros.**

**Efectos de la degradación del hábitat y de la
introducción de especies exóticas.**

**Memoria presentada por el Licenciado D. David Almeida Real para optar al título
de Doctor por la Universidad Complutense con mención "Doctor Europaeus"**

Madrid, junio de 2008

Vº Bº del Director de Tesis

El Doctorando

Fdo.: Benigno Elvira Payán

Fdo.: David Almeida Real

Agradecimientos

El primero de mis agradecimientos va dirigido al Director de esta Tesis Doctoral, el Dr. Benigno Elvira, Profesor Titular de Universidad del Departamento de Zoología y Antropología Física de la Universidad Complutense de Madrid (UCM), bajo cuya dirección he tenido la oportunidad de realizar este trabajo.

Agradezco su estrecha colaboración en distintos aspectos de esta investigación a las Dras. Ana Almodóvar (UCM) y Graciela G. Nicola (Universidad de Castilla-La Mancha).

También deseo expresar mi agradecimiento a las siguientes personas e instituciones:

A la UCM por haberme concedido una beca-contrato predoctoral durante cuatro años, una bolsa de viaje para asistir a un congreso internacional en el Reino Unido y dos estancias de tres meses cada una en el extranjero para completar mi formación.

Al Organismo Autónomo de Parques Nacionales (Ministerio de Medio Ambiente) por conceder el Proyecto de Investigación 104A/2002 en el que se enmarca esta Tesis.

Al personal del Parque Nacional de Cabañeros, en especial a José Jiménez y Ángel G. Manzaneque.

Al personal responsable de la Biblioteca del “Natural History Museum” de Londres.

Al equipo del Dr. Ignacio Doadrio (Museo Nacional de Ciencias Naturales) por su ayuda durante el trabajo de campo.

Al Dr. Henri Persat y a su equipo, por su instrucción en nuevas técnicas de muestreo y análisis de datos durante una estancia de tres meses que realicé en su

Departamento (Écologie des Hydrosystèmes Fluviaux, Université Claude Bernard, Lyon 1, Lyon, Francia).

Al Dr. Gary D. Grossman y a su equipo, por su ayuda en la recolección y análisis de muestras de peces procedentes del río Savannah (Estados Unidos de América) durante una estancia de tres meses que realicé en su Departamento (Warnell School of Forestry and Natural Resources, University of Georgia, Athens, USA).

Al Dr. Juan B. Martínez Laborde (Universidad Politécnica de Madrid) por su ayuda en la identificación de semillas.

Índice

| | |
|---|----|
| Abstract | 6 |
| Resumen | 11 |
| 1. Introducción | 17 |
| 1.1. Degradación del hábitat fluvial | 18 |
| 1.2. Introducción de especies exóticas en aguas continentales | 21 |
| 1.3. Objetivo general e hipótesis de trabajo | 24 |
| 2. Material y métodos | 26 |
| 2.1. Área de estudio | 27 |
| 2.2. Muestreo de campo y procedimientos en el laboratorio | 32 |
| 2.2.1. Macroinvertebrados bentónicos | 32 |
| 2.2.2. Peces y Cangrejo Rojo Americano | 33 |
| 2.2.3. Excrementos de Nutria | 34 |
| 2.2.4. Variables limnológicas | 35 |
| 2.3. Análisis de datos | 36 |
| 2.3.1. Análisis generales | 36 |
| 2.3.2. Macroinvertebrados bentónicos | 37 |
| 2.3.3. Peces y Cangrejo Rojo Americano | 38 |
| 2.3.4. Excrementos de Nutria | 40 |
| 3. Resultados | 42 |
| 3.1. Comunidades de macroinvertebrados bentónicos | 43 |
| 3.2. Comunidades de peces y Cangrejo Rojo Americano | 51 |
| 3.3. Hábitos alimentarios y condición corporal del Pez Sol | 58 |
| 3.4. Hábitos alimentarios y condición corporal del Blacbás | 65 |
| 3.5. Hábitos alimentarios de la Nutria | 71 |

| | |
|--|-----|
| 4. Discusión | 79 |
| 4.1. Comunidades de macroinvertebrados bentónicos | 80 |
| 4.2. Comunidades de peces y Cangrejo Rojo Americano | 86 |
| 4.3. Hábitos alimentarios y condición corporal del Pez Sol | 92 |
| 4.4. Hábitos alimentarios y condición corporal del Blacbás | 97 |
| 4.5. Hábitos alimentarios de la Nutria | 101 |
| 4.6. Discusión general | 107 |
| 5. Conclusiones | 111 |
| 5. Conclusions | 114 |
| 6. Bibliografía | 117 |
| Apéndices | 138 |

Abstract

Habitat degradation and introduction of exotic species are the two main threats for biodiversity conservation in a global scale. Freshwater ecosystems are particularly vulnerable to this kind of alterations, since a great pressure exists to manage a resource as important as water. Agricultural, industrial and urban supplies, flow regulation or energy production are activities which get worse water quality and strongly disturb physical characteristics of these environments. This promotes population fragmentations and changes in the existing communities, which are poorly adapted to those new conditions. Moreover, inland waters also receive numerous introductions with varied purposes such as human consumption, sport fish or ornament. These exotic species can establish and spread successfully in native ecosystems. They can also become invaders and disturb native assemblages by means of habitat alteration, trophic competition, predation, hybridization or changes in the existing biotic relationships. Cabañeros National Park is a very important area for environmental protection, since this is one of the best conserved Mediterranean places in the Iberian Peninsula. In addition, a valuable endemic fish fauna inhabits its fluvial ecosystem (Guadiana River basin). The general aim of this work was to analyze the conservation status of the aquatic ecosystem from Cabañeros National Park. This approach was carried out in a river with anthropic influence and another one with little intervention. So, different ecological aspects were tackled with reference to fluvial native and exotic fauna: 1) Dynamic, structure and microhabitat use by benthic macroinvertebrate communities; 2) Autochthonous fish communities composition and abundance in relation to biotic (exotic species abundances) and environmental (limnological features) factors; 3) Body condition and feeding habits of the Pumpkinseed *Lepomis gibbosus*; 4) Body condition and feeding habits of the Largemouth Bass *Micropterus salmoides*; 5) Feeding habits of the Otter

Lutra lutra. Seasonal samplings were carried out in Bullaque River (regulated flow) and Estena River (natural conditions) during 2005 and 2006. Benthic macroinvertebrate samplings were collected with a Neil cylinder and several microhabitat variables were also recorded. 338 fecal groups (187 from Bullaque River and 151 from Estena River) of Otter were also collected and used to estimate Otter abundance. Nine fish species (six Iberian endemisms and three invaders) and introduced Red Swamp Crayfish *Procambarus clarkii* were captured by electrofishing only during summer. Fluvial habitat characteristics were also recorded. Specimens were counted, measured and weighed in order to calculate mean sizes and estimate densities and biomasses, by means of removal sampling without replacement (Zippin's method). Specimens of Largemouth Bass from Savannah River (United States of America) were also captured, counted, measured and weighed in order to compare samples from an introduced area (Cabañeros) to original distribution of this species. In the laboratory, different invertebrate groups were identified, counted and weighed in order to estimate densities and biomasses. Functional feeding groups and voltinism categories were determined. Stomach contents of Pumpkinseed (69 from Bullaque River and 125 from Estena River) and Largemouth Bass (47 from Bullaque River and 92 from native area) were analysed, together with fecal groups of the Otter. Prey were identified, counted and weighed. Biomass ingested was determined in the Otter study. Bray-Curtis indexes were calculated in each season to estimate similarities between benthic macroinvertebrate communities for each river. Influence of environmental factors on macroinvertebrate communities, fish and Red Swamp Crayfish was examined by means of stepwise multiple regression analyses. A body condition index was calculated using eviscerated weight of Pumpkinseed and Largemouth Bass. Diversities in fish and Red Swamp Crayfish communities, together with diet diversities in Pumpkinseed, Largemouth Bass

and Otter were calculated with the Shannon's index. Prey selection in Pumpkinseed and Otter was estimated with the Vanderploeg and Scavia's relativized electivity index, using as environmental availability benthic macroinvertebrate abundances for Pumpkinseed and fish and crayfish abundances for the Otter. Diet of the Otter was presented together with diet from Otter in the study area before the introduction of Red Crayfish. Seasonal variation in composition and structure of benthic macroinvertebrate communities was different between rivers. Abundances as densities and biomasses, as well as taxonomic richness were higher in Bullaque River during summer. Trophic structure varied seasonally between rivers in response to the different flow conditions. With regard to breeding strategies, a higher proportion of the semivoltine group was noticeable in Bullaque River, probably due to the more stable hydrologic conditions throughout the year. Microhabitat use was determined by hydraulic stress during flooding period and summer drought in Estena River. Bullaque River showed a higher exotic fish species abundance. Current distribution of aquatic community abundances showed a high proportion in Red Crayfish densities and abundances, particularly in Estena River. Exotic species were associated with lentic habitats. Results point out natural distribution of native fish assemblages have been disturbed by spread of exotic species and human activities such as flow regulation. Insect nymphs predominated in diet of Pumpkinseed from Bullaque River. In Estena River, insect larvae were important for small sizes, whereas Mosquitofish *Gambusia holbrooki* contributed with more biomass for greater fish. Differences in diet of Pumpkinseed between rivers were likely related to an opportunistic feeding and a high foraging plasticity. Body condition and diet diversity of the Pumpkinseed were higher in Bullaque River. Selectivity for benthic prey showed variation between the two study populations. Results suggest this invasive species is favoured by human interventions in Bullaque River and could disturb the

existing food web by trophic competition. Largemouth Bass from Bullaque River fed on great variety of macroinvertebrates and also consumed exotic fish such as Mosquitofish and endemic fish such as Iberian Loach *Cobitis paludica*. In Savannah River, trophic diversity was lower, although fish richness in the diet was higher. An increase in piscivory with size was observed in the feeding of both Largemouth Bass samples, but importance of fish prey was much higher in the native population. These differences could be due to a variation in the feeding strategy of this species. Moreover, the low existing competition in Cabañeros as consequence of a fish fauna less complex, together with a lack of suitable predators adapted to the consumption of Largemouth Bass also gave rise to a higher body condition in Bullaque River. This fish could reduce autochthonous species abundances by means of predation. Seasonal variation in Otter abundances was different between rivers, since fecal groups were significantly more abundant in Bullaque River during spring and summer. Introduced Red Swamp Crayfish stood out among macroinvertebrate groups consumed by Otter and endemic fish were among vertebrates. A remarkable finding was the high frequency of fruits (families Rosaceae and Labiatae) in diet. Red Crayfish was very important for the Otter diet in spring and summer. Importance of endemic fish from family Cyprinidae increased in other seasons depending on the river. Fruits had certain importance out of winter. Native food resources were very important in Estena River. In this stream, Otter showed low values in trophic diversity during winter and spring. Electivity indexes were clearly positive in Estena River for the endemic fish group formed by genera *Pseudochondrostoma* and *Iberochondrostoma* and for Largemouth Bass. Differences were also found for endemic *Squalius alburnoides* group (genera *Squalius* and *Anaecypris*) and for endemic Iberian Loach. Feeding of the Otter from Cabañeros was very different with reference to previous studies, where Otter was considered mainly as

a piscivorous species, since Red Swamp Crayfish had not been introduced yet. Now, Otter selects more stable limnological conditions from Bullaque River, where Red Crayfish is used as important food resource. Overall results show how feeding habits of the Otter have been strongly disturbed by spread of exotic Red Swamp Crayfish. In conclusion, human intervention with reference to flow regulation and loss of water quality has changed the structure and dynamic of native communities and has promoted a higher presence of exotic species against of autochthonous fauna. These invaders have disturbed the food web by means of trophic competition, predation or displacement of native prey consumed by autochthonous predators.

Key words: conservation, rivers, habitat degradation, exotic invasive species, benthic macroinvertebrates, freshwater fishes, Red Swamp Crayfish, Pumpkinseed, Largemouth Bass, Otter.

Resumen

La degradación del hábitat y la introducción de especies exóticas son las dos principales amenazas para la conservación de la biodiversidad a escala global. Los ecosistemas acuáticos continentales son particularmente vulnerables ante este tipo de perturbaciones, ya que existe una gran presión sobre ellos para gestionar un recurso tan importante como el agua. El abastecimiento agrícola, industrial y urbano, la regulación del caudal o la producción de energía son actividades que empeoran la calidad del agua y alteran profundamente el medio físico de estos ambientes, fragmentando poblaciones y cambiando las comunidades presentes, ya que están pobremente adaptadas a esas nuevas condiciones. Además, las aguas continentales también reciben numerosas introducciones con diversos fines tales como el consumo humano, la pesca deportiva o la acuariofilia. Estas especies exóticas pueden establecerse y dispersarse con éxito en los ecosistemas nativos, convirtiéndose en invasoras y distorsionando las comunidades nativas por medio de la alteración del hábitat, la competencia trófica, la depredación, la hibridación o la modificación de las relaciones bióticas existentes. El Parque Nacional de Cabañeros supone un territorio muy importante desde el punto de vista de la protección ambiental, ya que es uno de los enclaves mediterráneos mejor conservados de la península Ibérica y además, su ecosistema fluvial (cuenca hidrográfica del río Guadiana) alberga una valiosa comunidad de peces endémicos. El objetivo general de este trabajo fue analizar el estado de conservación del ecosistema acuático en el Parque Nacional de Cabañeros. Para ello se abordaron diferentes aspectos ecológicos de la fauna fluvial nativa y exótica en un río con influencia antrópica y en otro poco intervenido: 1) Dinámica, estructura y uso del microhábitat por parte de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos; 2) Composición y abundancia de las comunidades de peces autóctonos en relación con factores bióticos (abundancia de

especies exóticas) y ambientales (características limnológicas); 3) Condición corporal y hábitos alimentarios del Pez Sol *Lepomis gibbosus*; 4) Condición corporal y hábitos alimentarios del Blacbás *Micropterus salmoides*; 5) Hábitos alimentarios de la Nutria *Lutra lutra*. Se muestrearon estacionalmente los ríos Bullaque (regulado) y Estena (condiciones naturales) durante los años 2005 y 2006. Se recogieron muestras de macroinvertebrados bentónicos con un cilindro de Neil y se registraron diversas variables de microhábitat. También se recogieron 338 grupos fecales (187 procedentes del río Bullaque y 151 del río Estena) de Nutria y se utilizaron para realizar una estima de abundancia. Durante el verano, se capturaron mediante pesca eléctrica nueve especies de peces (seis endemismos ibéricos y tres invasoras) y el introducido Cangrejo Rojo Americano *Procambarus clarkii*. Las características del hábitat fluvial fueron anotadas. Los especímenes fueron contados, medidos y pesados para calcular tamaños medios y para estimar densidades y biomásas utilizando la técnica de capturas sucesivas sin reemplazamiento (método de Zippin). También se capturaron, contaron, midieron y pesaron especímenes de Blacbás procedentes del río Savannah (Estados Unidos de América) para comparar muestras de un área introducida (Cabañeros) con la distribución original de la especie. En el laboratorio se identificaron los diferentes grupos de macroinvertebrados, se contaron y se pesaron para estimar densidades y biomásas. También se determinaron grupos funcionales tróficos y de voltinismo. Se analizaron los contenidos estomacales de los Peces Sol (69 procedentes del río Bullaque y 125 del río Estena) y de los Blacbás (47 procedentes del río Bullaque y 92 del área nativa), además de los grupos fecales de la Nutria, determinándose el tipo de presa, el número y la biomasa ingerida. Se calcularon índices de Bray-Curtis en cada estación para estimar la similitud entre comunidades de macroinvertebrados bentónicos procedentes de cada río. La influencia de los factores ambientales en las comunidades

de macroinvertebrados, peces y Cangrejo Rojo fue examinada con análisis de regresión múltiple por pasos. Con el peso eviscerado de los Peces Sol y de los Blacbás fue calculado un índice de condición corporal. Las diversidades en las comunidades de peces y Cangrejo Rojo, además de en las dietas del Pez Sol, del Blacbás y de la Nutria, fueron calculadas con el índice de Shannon. La selección de presas en el Pez Sol y la Nutria fue estimada con el índice de Vanderploeg y Scavia, utilizando como disponibilidad ambiental para el Pez Sol las abundancias de macroinvertebrados bentónicos y para la Nutria las abundancias de peces y Cangrejo Rojo. La dieta de la Nutria se comparó con la que presentaba antes de la introducción del Cangrejo Rojo Americano en el área de estudio. La variación estacional en la composición y la estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos fue diferente entre ríos. La abundancia en densidad y biomasa, así como la riqueza taxonómica fue superior en el río Bullaque durante el verano. La estructura trófica varió estacionalmente entre ríos como respuesta a las diferentes condiciones de caudal. En cuanto a las estrategias reproductoras, fue notable la mayor proporción de grupos semivoltinos en el río Bullaque, probablemente debido a las mayores condiciones de estabilidad hídrica a lo largo del año. El uso del microhábitat estuvo determinado en el río Estena por las condiciones de estrés hidráulico en época de crecidas y de sequía durante el verano. El río Bullaque presentó mayor abundancia de especies de peces exóticas. La distribución actual de abundancias de la comunidad acuática puso de manifiesto la elevada proporción en densidad y biomasa del Cangrejo Rojo, sobre todo en el río Estena. Las especies exóticas estuvieron asociadas con medios de características lénticas. Los resultados indican que la distribución natural de las comunidades de peces nativas ha sido alterada por la dispersión de especies exóticas y por actividades humanas como la regulación hídrica. Las ninfas de insectos dominaron la dieta del Pez Sol en el río

Bullaque, mientras que en el río Estena, las larvas de insectos fueron importantes para las tallas pequeñas y la Gambusia *Gambusia holbrooki* aportó más biomasa a los peces de mayor tamaño. Las diferencias encontradas entre ríos para la dieta del Pez Sol estuvieron probablemente relacionadas con una alimentación oportunista y una elevada plasticidad trófica. La condición corporal del Pez Sol fue superior en el río Bullaque, al igual que la diversidad en la dieta. La selectividad de las presas bentónicas mostró variación entre las dos poblaciones estudiadas. Los resultados indican que esta especie invasora está favorecida por las intervenciones humanas en el río Bullaque, pudiendo alterar la red alimentaria existente por competencia trófica. Los Blacbases del río Bullaque se alimentaron de una gran variedad de macroinvertebrados y consumieron peces exóticos como la Gambusia y endémicos como la Colmilleja *Cobitis paludica*. En el río Savannah la diversidad trófica fue menor, aunque hubo una mayor riqueza de peces en la dieta. Se observó un aumento de la piscivoría con el tamaño en la alimentación de ambas muestras de Blacbás, aunque la importancia de los peces fue muy superior en la población nativa. Las diferencias encontradas entre poblaciones pudieron deberse a una variación en la estrategia alimentaria de esta especie. Además, la menor competencia existente en Cabañeros como consecuencia de una fauna de peces menos compleja, unida a una falta de depredadores adaptados al consumo de Blacbás también dieron lugar a una mayor condición física en el río Bullaque. Este pez podría reducir las abundancias de especies autóctonas mediante depredación. La variación estacional de la abundancia de la Nutria fue diferente entre ríos, ya que los grupos fecales fueron significativamente más abundantes en el río Bullaque durante la primavera y el verano. Entre los grupos de macroinvertebrados consumidos destacó el introducido Cangrejo Rojo Americano y entre los vertebrados los peces endémicos. Un hallazgo notable fue la alta frecuencia de frutos (familias Rosaceae y Labiatae) en la

dieta. El Cangrejo Rojo fue muy importante en la dieta de la Nutria en primavera y verano. La importancia de peces endémicos de la familia Cyprinidae aumentó en otras estaciones dependiendo del río. Los frutos tuvieron cierta importancia fuera del invierno. Los recursos tróficos nativos tuvieron gran importancia en el río Estena. La Nutria mostró valores bajos de diversidad trófica durante el invierno y la primavera en el río Estena. Los índices de selectividad fueron elevados en el río Estena para el grupo de peces endémicos formado por los géneros *Pseudochondrostoma* e *Iberochondrostoma* y para el Blacbás. También se encontraron diferencias en el caso del grupo del Calandino *Squalius alburnoides* (géneros *Squalius* y *Anaecypris*) y de la Colmilleja. La alimentación de la Nutria en Cabañeros fue muy diferente de la que presentaba en estudios previos, donde la Nutria era considerada principalmente como una especie piscívora, ya que el Cangrejo Rojo Americano no había sido introducido todavía. Ahora, la Nutria selecciona las condiciones limnológicas más estables del río Bullaque, donde el Cangrejo Rojo es utilizado como un importante recurso trófico. El conjunto de los resultados muestra cómo los hábitos alimentarios de la Nutria han sido profundamente alterados por la dispersión del exótico Cangrejo Rojo Americano. En conclusión, la intervención humana en cuanto a regulación de caudal y pérdida de calidad del agua ha cambiado sustancialmente la estructura y dinámica de las comunidades nativas, y ha posibilitado una mayor presencia de especies exóticas en detrimento de la fauna autóctona. Estos invasores han alterado profundamente la red trófica por medio de competencia alimentaria, depredación o por desplazamiento de presas nativas consumidas por depredadores autóctonos.

Palabras clave: conservación, ríos, degradación del hábitat, especies exóticas invasoras, macroinvertebrados bentónicos, peces de agua dulce, Cangrejo Rojo Americano, Pez Sol, Blacbás, Nutria.

1. Introducción



Mapa del Parque Nacional de Cabañeros

1.1. Degradación del hábitat fluvial

La degradación de los ecosistemas es considerada como el principal factor responsable de pérdida de biodiversidad a escala global (Pimm & Raven 2002; Tscharntke et al. 2002; Lin & Liu 2006). En los últimos 50 años, el ser humano ha tratado de hacer frente al rápido crecimiento demográfico y a la ingente necesidad de materia y energía explotando los ecosistemas de forma insostenible, lo que ha dado lugar a una pérdida irreversible en el número y variedad de los organismos existentes.

Los efectos de estas presiones han sido particularmente graves en los ecosistemas acuáticos continentales (Cowx 2002; Crivelli 2002). Estos ambientes (humedales, lagos, ríos) sólo suponen un 1% de la superficie de las tierras emergidas, aunque son elementos indispensables para el funcionamiento correcto del resto de ecosistemas. El agua ha sido históricamente un importante recurso natural necesario para el desarrollo de las sociedades humanas. Debido a esto, el hábitat fluvial comenzó a ser alterado para asegurar el abastecimiento urbano y agrícola, la pesca o evitar desbordamientos. Hoy día hay que añadir otras intervenciones que tienen como fin la producción de energía eléctrica, el transporte o el ocio. La demanda de agua está en continuo aumento, lo que unido a la mayor capacidad de transformación del medio implica que las intervenciones sobre estos ecosistemas sean cada vez más profundas y la consecuente degradación del hábitat pone en riesgo las comunidades biológicas existentes.

La urbanización masiva, la intensificación de la producción industrial y la conversión de amplias zonas del territorio en campos de cultivo generan ingentes cantidades de contaminantes químicos causantes de una pérdida de calidad del agua (Mooney & Hobbs 2000). Los pesticidas y los metales pesados son compuestos altamente tóxicos con efectos muy perjudiciales sobre los organismos acuáticos. Estos

contaminantes pueden afectar de forma aguda directamente a la supervivencia o de forma crónica a la reproducción (Gomot 1998; Grimalt et al. 1999), incluso pueden acumularse en los tejidos y difundirse a través de la red trófica, persistiendo durante años (Warren et al. 2003; Altindag & Yigit 2005). Otros contaminantes como los fertilizantes de origen agrícola provocan graves problemas de eutrofización del agua (Carpenter 2005; Wade et al. 2007). Por todo esto, el análisis de las comunidades biológicas ha sido profusamente utilizado para evaluar el estado de conservación de los ríos ibéricos (Alba-Tercedor & Prat 1992; Alba-Tercedor & Pujante 2000).

Otro factor importante de degradación del hábitat fluvial es la transformación física de los cursos de agua mediante obras hidráulicas. La construcción de presas, azudes o diques tiene un gran impacto sobre el régimen hídrico natural, ya que estas infraestructuras regulan el caudal, bien reduciendo el efecto de la falta de lluvias o previniendo avenidas (Mooney & Hobbs 2000). Los efectos son dramáticos en el caso de las presas dedicadas a la producción hidroeléctrica, ya que intermitentemente provocan fuertes crecidas que alteran refugios para la fauna, lugares de puesta y alevinaje, y recursos tróficos disponibles (Elvira et al. 1998a, 1998b). En ecosistemas mediterráneos, las especies están adaptadas a los ciclos anuales de sequía estival y de mayores precipitaciones en otoño e invierno (Gasith & Resh 1999). La regulación artificial altera esos condicionantes climáticos sobre el ecosistema fluvial y las poblaciones pierden capacidad adaptativa al medio, produciéndose cambios en la composición, estructura y selección del hábitat de las comunidades (Godinho & Ferreira 2000; Grown & Grown 2001). Además de estas perturbaciones, los obstáculos transversales al flujo de agua fragmentan los ecosistemas fluviales y, por tanto, las poblaciones de especies estrictamente acuáticas. Este efecto barrera limita o impide los movimientos naturales de los peces (dispersión, colonización y migración) a lo largo del

río. Esto es particularmente grave para las especies diadromas, que no pueden completar su ciclo reproductivo (Nicola et al. 1996a), de forma que algunas de ellas se encuentran seriamente amenazadas o virtualmente extinguidas de la península Ibérica (Elvira et al. 1991; Consuegra et al. 2005; Campos et al. 2008).

Se han desarrollado numerosos métodos para estimar el grado de alteración que ocasionan las perturbaciones de origen antrópico sobre los ecosistemas acuáticos. Los métodos químicos se basan en la medición de diferentes parámetros como el oxígeno disuelto, el pH, la concentración de nutrientes o de tóxicos. Tienen la ventaja de ser precisos, rápidos de obtener y los resultados son fácilmente interpretables. Actualmente tienen gran auge los métodos biológicos. La obtención de datos es más laboriosa debido a la naturaleza de las variables a estudiar (abundancias, riquezas, diversidades), además de que los análisis que se requieren para obtener resultados son más complejos. La gran ventaja es que las comunidades biológicas no sólo reflejan el momento puntual en el que se están tomando los datos, sino que retienen los efectos de perturbaciones pasadas. Por otra parte, los seres vivos también se ven afectados por los cambios físicos en el ambiente que no tienen porqué alterar la composición química del agua, pero que distorsionan igualmente el entorno. Actualmente, en un esfuerzo para aglutinar todas estas técnicas de evaluación de la calidad del hábitat acuático y de acuerdo con la Directiva Marco de Agua (Directiva 2000/60/CE), son muy utilizados los llamados índices de integridad biótica (IBI), que usan variables o métricas topográficas, físico-químicas y las comunidades biológicas existentes (Weigel et al. 2002; Benejam et al. 2008).

1.2. Introducción de especies exóticas en aguas continentales

Las introducciones de especies alóctonas se han producido desde antiguo (Haynes et al. 2003; Mascheretti et al. 2003), bien de forma voluntaria o accidental, pero es a partir del siglo XX cuando la velocidad con la que se expanden esas especies y la distancia que alcanzan son más elevadas (Capdevila-Argüelles et al. 2006). Actualmente se está produciendo una homogeneización de la biota a escala global (McKinney & Lockwood 1999; Rahel 2002; Olden et al. 2004), debido a la capacidad para franquear de forma artificial barreras biogeográficas que históricamente habían mantenido el carácter distintivo de floras y faunas aisladas local y regionalmente. Las invasiones biológicas promovidas por los seres humanos han provocado graves perturbaciones en los ecosistemas de todo el mundo (Mooney & Hobbs 2000) y suponen la segunda causa de pérdida de biodiversidad reconocida por la Unión Mundial para la Naturaleza (UICN). Esta pérdida es particularmente importante en ecosistemas acuáticos continentales debido a los límites ecológicos más restringidos de estos ambientes (Welcomme 1992). La situación actual acrecienta el interés por el estudio de diferentes aspectos ecológicos de las especies exóticas fuera de su área nativa. Estos conocimientos mejorarían nuestra capacidad predictiva en relación con los impactos que los nuevos invasores producen en los ecosistemas nativos, a la vez que nos ayudarían a controlar la expansión de los ya existentes (Marchetti et al. 2004; García-Berthou 2007; Ribeiro et al. 2008). Sin embargo, a pesar de la intensa investigación actual, persiste todavía un gran desconocimiento acerca de las estrategias vitales de las especies alóctonas (Wootton et al. 2000).

En España se han introducido más de 25 especies de peces por diversas razones como la acuicultura, la pesca deportiva, el incremento de stocks poblaciones, el control biológico de plagas o la acuariofilia (Elvira & Almodóvar 2001; Ribeiro et al. 2008).

Los estudios disponibles indican que los impactos de los peces exóticos sobre las comunidades de peces nativos varían dependiendo del tipo de interacción. Así, especies asiáticas como la Carpa *Cyprinus carpio* L., presente en las cuencas ibéricas desde hace varios siglos, afectan a la vegetación que sirve a la fauna autóctona como alimento, refugio o frezadero; hechos que tienen especial importancia en ambientes lacustres (García-Berthou 2001). Por su parte, los peces piscívoros se alimentan de las especies autóctonas reduciendo los efectivos poblaciones. Un ejemplo de ello es el Blacbás *Micropterus salmoides* (Lacépède), voraz depredador ahora muy común en aguas quietas y embalses (Nicola et al. 1996b; García-Berthou 2002), que fue introducido desde Norteamérica en 1955 para la pesca deportiva. Otra especie norteamericana y ampliamente distribuida en aguas quietas y embalses es el Pez Sol *Lepomis gibbosus* (L.), introducido en la península Ibérica entre 1910 y 1913. Esta especie parece establecer relaciones de competencia por alimento y espacio con las especies nativas (Godinho & Ferreira 1998a; García-Berthou & Moreno-Amich 2000). Otro ejemplo de competidor con la fauna local es la Gambusia *Gambusia holbrooki* Girard, nativa del sudeste de Norteamérica e introducida en España en 1921 como control biológico del mosquito transmisor del paludismo. La Gambusia compete por el alimento con especies endémicas de las familias Cyprinodontidae y Valenciidae en lagos y lagunas del levante español (García-Berthou 1999; Caiola & de Sostoa 2005; Alcaraz & García-Berthou 2007). Otra amenaza derivada de la introducción de peces en España es el cruce entre individuos foráneos y nativos de la misma especie, dando lugar a una pérdida de la variabilidad original por introgresión génica. Durante mucho tiempo, y aún hoy en día, han sido muy importantes las repoblaciones con Trucha Común *Salmo trutta* L. procedente del centro y norte de Europa, con el grave riesgo de pérdida de identidad genética en las poblaciones ibéricas (Almodóvar et al. 2001, 2006). También son una

amenaza importante los trasvases entre cuencas hidrográficas, que ponen en contacto especies próximas de ciprínidos originalmente alopátridas con el consiguiente peligro de hibridación entre ellos (Elvira 1995a, 2001). Entre los invertebrados dulceacuícolas destaca la introducción desde el sudeste de Norteamérica del Cangrejo Rojo Americano *Procambarus clarkii* (Girard) en 1973 para crear una industria en torno a la astacicultura (Habsburgo-Lorena 1983). Este crustáceo es portador, junto a otros cangrejos americanos, del Oomycetes *Aphanomyces astaci* Schikora, parásito responsable de la afanomicosis (plaga del cangrejo) que ha diezclado las poblaciones autóctonas de cangrejos europeos (Diéguez-Urbeondo et al. 2006). Aparte de ser vector de un importante patógeno, esta especie presenta una gran capacidad invasora y ha alterado profundamente los ecosistemas ibéricos donde ha sido introducida (Geiger et al. 2005).

La fauna de peces autóctona de la península Ibérica es muy valiosa desde el punto de vista de la conservación debido a que presenta un elevado grado de endemidad (Elvira 1995a, 1995b; Elvira & Almodóvar 2001). La introducción de especies foráneas en estos ecosistemas acuáticos es particularmente grave debido a que las comunidades son menos complejas y han evolucionado en ausencia de especies de peces piscívoras, por lo que son muy vulnerables ante la invasión por parte de competidores y depredadores foráneos (Elvira et al. 1996; Godinho & Ferreira 2000). El efecto de las especies invasoras alcanza todos los eslabones de la cadena trófica, de manera que una especie como la Nutria *Lutra lutra* L., situada en la cima de la pirámide alimentaria en ecosistemas fluviales, ha aumentado el consumo de especies alóctonas de peces y crustáceos a medida que estas nuevas presas se iban haciendo más comunes (Delibes & Adrián 1987; Blanco-Garrido et al. 2008).

1.3. Objetivo general e hipótesis de trabajo

El objetivo general de esta Tesis Doctoral fue analizar el estado de conservación del ecosistema acuático en el Parque Nacional de Cabañeros. Para ello se realizó una aproximación a la ecología de la fauna fluvial nativa y exótica en un río con influencia antrópica (caudal regulado, actividades agropecuarias intensivas en las inmediaciones) y otro poco intervenido (régimen hídrico natural, aprovechamiento silvícola extensivo del entorno).

Atendiendo a este objetivo general, se propusieron las siguientes hipótesis a contrastar:

- La regulación del caudal en ríos mediterráneos atenuará las amplias fluctuaciones entre crecidas y sequías a lo largo del año. Estos cambios en el régimen fluvial provocarán modificaciones en las comunidades de macroinvertebrados bentónicos, por lo que aparecerán diferencias en la dinámica poblacional, la estructura y el uso del microhábitat entre ríos regulados y no regulados.
- Las comunidades de peces autóctonos estarán más influenciadas por las especies exóticas de peces y Cangrejo Rojo Americano en un río regulado, ya que los ambientes perturbados son más vulnerables a las invasiones biológicas.
- Los hábitos alimentarios del exótico Pez Sol serán diferentes entre ríos, respondiendo a las distintas condiciones ambientales, que serán más restrictivas en el río sin regular debido a la sequía estival. Esta especie aprovechará la regulación del caudal para conseguir una mejor condición corporal.

- El ambiente regulado será más favorable para el introducido Blacbás respecto a su situación original, ya que no existen competidores ni depredadores adecuados para esta especie y, además encontrará presas más vulnerables. Esto provocará una mejor condición física.
- La alimentación de la Nutria será diferente entre ríos porque dependerá de las condiciones hidrológicas. Su dieta también estará más influenciada por la presencia de especies exóticas en un río regulado. Además, sus hábitos alimentarios serán diferentes de los que presentaba en la misma área de estudio antes de la introducción del Cangrejo Rojo Americano.

2. Material y métodos



Río Estena

2.1. Área de estudio

Cabañeros fue declarado Parque Nacional en 1995 y sus límites territoriales fueron ampliados en 2005. Actualmente comprende una superficie protegida de 408.56 km². El gradiente de altitud no es muy grande, comprendiendo desde los 520 metros hasta los 1448 metros del pico del Rocigalgo, la máxima altura de los Montes de Toledo. Dicha área está caracterizada por el clima Mediterráneo con influencia continental. Las precipitaciones se concentran desde otoño hasta primavera, mientras que el verano es caluroso y carente de lluvias. La temperatura media anual oscila entre los 9 y los 14°C, registrándose las temperaturas más bajas en el mes de diciembre llegando hasta los -11.3°C, mientras que las temperaturas más altas, tienen lugar en el mes de agosto con máximos de hasta 43°C. Cabañeros se localiza en el sistema orográfico de los Montes de Toledo, que forman parte del macizo Hespérico, por lo que el sustrato predominante deriva de pizarras y cuarcitas precámbricas y paleozoicas, siendo éstas las rocas más antiguas que conforman la península Ibérica. La raña corresponde a las zonas bajas rellenadas por material sedimentario procedente de los montes, y se formó al final del Terciario y principios del Cuaternario por una matriz arcillosa y cantos cuarcíticos (Rayego 2004).

En cuanto a la flora, destacan las formaciones de monte mediterráneo (bosque y matorral), entre las mejor conservadas en la península Ibérica. En las rañas destacan dos tipos de formaciones vegetales: las dehesas y los herbazales. Las especies que componen la vegetación arbórea son la Encina *Quercus rotundifolia* (Lam.), el Alcornoque *Q. suber* L., el Quejigo *Q. faginea* Lam., el Rebollo *Q. pyrenaica* Willd. y el Madroño *Arbutus unedo* L. Como matorral destacan la Jara Pringosa *Cistus ladanifer* L., el Brezo *Erica arborea* L., el Romero *Rosmarinus officinalis* L. y el Labiérnago *Phyllyrea angustifolia* L. Los herbazales están formados principalmente por *Avena*

fatua L., *Agrostis tenerrima* Trin. y *Trifolium glomeratum* L. (Fernández-González & Pérez-Badía 2004).

El antiguo fomento de la actividad cinegética ha dado lugar a que especies de caza mayor tengan una presencia destacada en el Parque, como son el Ciervo *Cervus elaphus* L., el Corzo *Capreolus capreolus* L. y el Jabalí *Sus scrofa* L. Desafortunadamente, otras especies como la Cabra Montés *Capra pyrenaica* Cabrera y el Lince Ibérico *Lynx pardina* Temmick están hoy día extinguidas del Parque. Dentro de la avifauna se encuentran especies de interés en conservación y bajo algún grado de amenaza, que tienen en Cabañeros importantes áreas de refugio. Así, el Parque alberga la segunda colonia de cría de Buitre Negro *Aegypius monachus* (L.). También se encuentran parejas de Águila Real *Aquila chrysaetos* (L.) y Águila Imperial *Aquila adalberti* (Brehm), sin olvidar la Cigüeña Negra *Ciconia nigra* L., que cría en las áreas más húmedas y recónditas (Díaz et al. 2004).

El Parque comprende dos cursos de agua principales (Fig. 1): los ríos Bullaque y Estena (cuenca hidrográfica del río Guadiana), que recorren Cabañeros a lo largo de 4 y 32 km, respectivamente. Las características limnológicas entre ambos ríos son muy diferentes. El régimen fluvial del río Bullaque está regulado por la presa de Torre de Abraham, que da lugar al embalse del mismo nombre, localizado aguas arriba en las inmediaciones del área protegida.

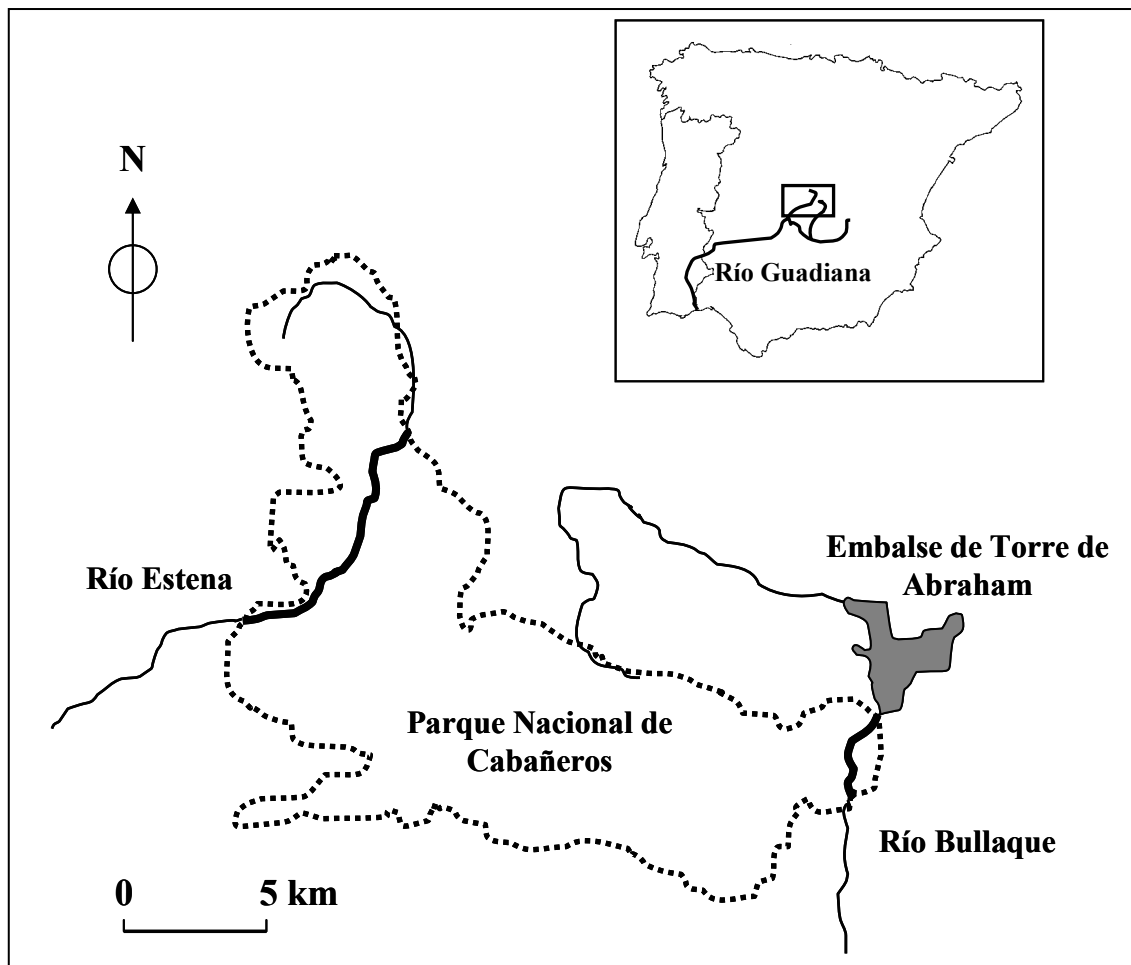


Fig. 1. Mapa del área de estudio. La línea de puntos marca el límite del Parque Nacional de Cabañeros. Los tramos de río muestreados aparecen resaltados en negra.

El embalse de Torre de Abraham asegura un flujo continuo de agua a lo largo del año sin grandes fluctuaciones, incluso durante la sequía estival (Fig. 2). Además, este río discurre próximo al límite oriental del Parque (Fig. 1), donde tienen lugar actividades agrícolas y ganaderas. De esa manera, los residuos derivados junto con el movimiento de ganado y de maquinaria agrícola incrementan la turbidez y la concentración de nutrientes, dando lugar a una pérdida en la calidad del agua. Por su parte, el río Estena presenta unas condiciones ambientales en su recorrido por el Parque más cercanas a la situación original, presentando cobertura de vegetación riparia bien

desarrollada y caudal altamente dependiente de las condiciones meteorológicas (Fig. 2), con crecidas concentradas en otoño e invierno; mientras que la falta de precipitaciones en verano provoca, en determinados años, la interrupción del curso, lo que genera charcas aisladas. Estas situaciones son típicas de pequeños cursos fluviales mediterráneos (Gasith & Resh 1999). En las inmediaciones se practica un aprovechamiento forestal extensivo enfocado a la gestión del bosque mediterráneo circundante (recolección de productos forestales, aclareo, plantación).

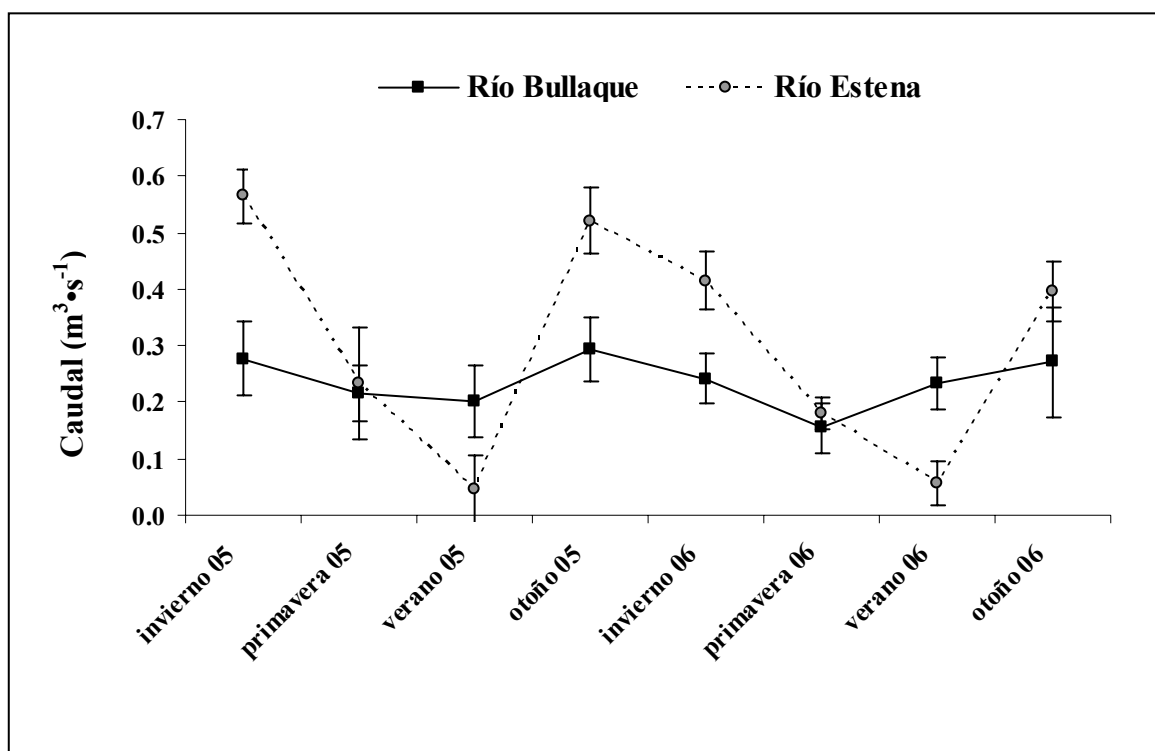


Fig. 2. Caudales estacionales de los ríos Bullaque (cuadrados) y Estena (círculos) a lo largo de los dos años de muestreo. Datos de elaboración propia (ver subapartado “2.2.4. Variables limnológicas”).

El bosque ripario en los ríos Bullaque y Estena se encuentra dominado por Alisos *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn, Fresnos *Fraxinus angustifolia* Vahl, Sauces *Salix* spp., Abedules *Betula pendula* Roth, Arces *Acer monspessulanum* L., Acebos *Ilex*

aquifolium L. y Madroños *Arbutus unedo* L. Formaciones arbustivas frecuentes son las Zarzamoras *Rubus ulmifolius* Schott, los Escaramujos *Rosa* spp., los Tamujos *Securinega tinctoria* (L.) Rothm, diversas especies de Juncos *Carex* spp. y *Juncus* spp., los Carrizos *Phragmites australis* Cav. y las Espadañas *Typha latifolia* L. La vegetación acuática consiste principalmente en macrófitos flotantes como los Nenúfares *Nuphar luteum* L. (sólo en el río Bullaque), especies subacuáticas como *Myriophyllum alterniflorum* D.C. y *Potamogeton polygonifolius* Pourret y algas de los géneros *Chara* spp. y *Spyrogira* spp. (Vaquero 1997).

Estos ríos tienen una de las faunas de peces más diversas y amenazadas de Europa (Smith & Darwall 2005). Su característica principal es el elevado grado de endemidad, de ahí su importancia conservacionista. Estas comunidades biológicas son reflejo de los diferentes estados de conservación entre ríos. Las especies presentes en el río Estena son: el Jarabugo *Anaocypris hispanica* (Steindachner), el Barbo Comizo *Luciobarbus comiza* (Steindachner), el Barbo Cabecicorto *Luciobarbus microcephalus* (Almaça), la Boga del Guadiana *Pseudochondrostoma willkommii* (Steindachner), la Pardilla *Iberochondrostoma lemmingii* (Steindachner), el Calandino *Squalius alburnoides* (Steindachner), el Cacho *Squalius pyrenaicus* (Günther), la Colmilleja *Cobitis paludica* (De Buen) y el Pez Fraile *Salaria fluviatilis* (Asso). Como exóticas aparecen la Gambusia, el Pez Sol, el Blacbás, el Alburno *Alburnus alburnus* (L.) y el Lucio *Esox lucius* L., aunque en baja densidad y distribuyéndose fundamentalmente en el tramo bajo de este río a su paso por Cabañeros (Doadrio 2004, Elvira et al. 2007). El río Bullaque presenta una fauna de peces similar en cuanto a especies autóctonas, faltando el Jarabugo y el Pez Fraile. Las especies alóctonas son mucho más comunes y abundantes en este curso, encontrándose el Pez Rojo *Carassius auratus* L. y la Carpa de

origen asiático, tres especies norteamericanas (*Gambusia*, Blacbás y Pez Sol) y una con distribución holártica (*Lucio*).

2.2. Muestreo de campo y procedimientos en el laboratorio

2.2.1. Macroinvertebrados bentónicos

El muestreo de macroinvertebrados bentónicos fue realizado cada 6-7 semanas para conseguir datos dos veces por estación durante los años 2005 y 2006. En cada muestreo se localizaron puntos equidistantes a lo largo de 4 km en el río Bullaque ($n = 4$) y de 10 km en el río Estena ($n = 5$). En cada punto se realizaron 5-7 réplicas en diferentes mesohábitats (rápidos, remansos, charcas) para incluir la máxima variabilidad ambiental. Las muestras de macroinvertebrados se obtuvieron utilizando un cilindro de Neil (Edmondson & Winberg 1971) (55 cm de altura, 35 cm de diámetro y 250 μ m de luz de malla), agitando el fondo durante tres minutos por réplica y se preservaron en formol al 8%.

En el laboratorio, las muestras fueron examinadas para identificar los diferentes grupos de macroinvertebrados, contarlos, secarlos en estufa a 60°C durante 1 hora y pesarlos (peso seco 0.001 g). La identificación se realizó con ayuda de una lupa binocular. Se llegó hasta el nivel taxonómico requerido para clasificar cada organismo según los grupos funcionales tróficos (GFT: triturador, raspador, colector, filtrador y depredador) y las categorías de voltinismo (<univoltino, univoltino, multivoltino) propuestos por Tachet et al. (2003). El análisis de estas categorías es profusamente utilizado para estudiar la funcionalidad de los ecosistemas fluviales (Statzner et al. 2004, 2005; Boyero et al. 2005; Ortiz et al. 2005).

2.2.2. Peces y Cangrejo Rojo Americano

El muestreo de peces y cangrejos se realizó siguiendo un diseño similar al utilizado para el estudio de macroinvertebrados bentónicos ($n = 4$ puntos para el río Bullaque y $n = 5$ para el río Estena por muestreo), pero sólo durante el verano. Este periodo de muestreo fue elegido porque, de acuerdo a Godinho et al. (1997), la elevada temperatura, la disminución del caudal y la consecuente concentración de individuos durante la sequía estival acentúan potencialmente las interacciones bióticas. Además, las diferencias entre las condiciones ambientales de cada río son mayores en verano, por lo que las diferencias en las comunidades de ambos ríos serán también máximas en ese periodo.

En cada punto se muestrearon diferentes mesohábitats (rápidos, remansos, charcas) para incluir la máxima variabilidad ambiental. La técnica de captura fue la pesca eléctrica (generador de 2000 W, corriente continua a 200 V, 1-2 A). Para la obtención de datos demográficos de las comunidades de peces y cangrejos se llevaron a cabo muestreos cuantitativos, realizando dos o tres operaciones de pesca sucesivas a esfuerzo constante sin devolución en tramos de 70-100 m de longitud aislados por redes. Las densidades se estimaron por el método de Zippin (1956). Los ejemplares de peces fueron anestesiados (MS222), identificados, contados, medidos (longitud furcal en mm) y pesados (0.1 g). Por su parte, los cangrejos fueron contados, medidos (longitud total rostro-telson en mm) y pesados (0.1 g). Se tuvo en cuenta la masa de los quelípedos autotomizados, ya que se pudieron recuperar la mayor parte de estos apéndices durante el muestreo, adjudicándolos por tamaños a los ejemplares que los habían perdido. Una vez terminada la toma de datos, los ejemplares de peces autóctonos se restituyeron vivos al tramo donde fueron capturados. Los ejemplares de peces exóticos y los cangrejos fueron preservados en formol al 8%.

A fin de comparar los hábitos alimentarios y la condición corporal del Blacbás en su distribución original y en un área introducida como Cabañeros, se capturaron individuos de esta especie en su área nativa (cuenca hidrográfica del río Savannah, Georgia, Estados Unidos de América) durante el verano de 2007. Las características limnológicas de esta área han sido ampliamente descritas por Marcy et al. (2005). La recogida de las muestras se realizó en diferentes mesohabitats con pesca eléctrica. Tras la captura, los ejemplares fueron preservados en formol al 8%.

En el laboratorio, se anotó el peso eviscerado (0.1 g) de los individuos de Pez Sol y de Blacbás. Los estómagos de los Peces Sol (69 procedentes del río Bullaque y 125 del río Estena) y de los Blacbases (47 procedentes del río Bullaque y 92 del área nativa) fueron diseccionados y se examinaron sus contenidos. Las presas fueron identificadas hasta el menor nivel taxonómico posible, contadas (mínimo número de individuos de cada categoría según los restos en el contenido estomacal) y pesadas (0.001 g).

2.2.3. Excrementos de Nutria

El muestreo de excrementos de nutria se realizó siguiendo un diseño similar al utilizado para el estudio de macroinvertebrados bentónicos ($n = 4$ puntos para el río Bullaque y $n = 5$ para el río Estena por muestreo). En cada punto se recorrió el cauce, siguiendo una trayectoria en zigzag, y ambas orillas. Las longitudes de los tramos muestreados variaron entre 70 y 500 m, aproximadamente. Los grupos fecales que se identificaban como provenientes de un mismo ejemplar fueron guardados en bolsas de forma individual.

En el laboratorio, 338 grupos fecales (187 procedentes del río Bullaque y 151 del río Estena) fueron lavados en agua jabonosa durante 24 horas en cubetas individuales y secados en estufa a 60° C durante 1 h. Con ayuda de una lupa binocular, se separaron e identificaron las diferentes categorías de alimento usando colecciones propias y literatura disponible (Prenda et al. 2002, Miranda & Escala 2005). Cada categoría fue contada (mínimo número de individuos de cada categoría según los restos en el excremento) y pesada (0.001 g). Se tomaron medidas de algunas estructuras de peces (arcos faríngeos, opérculos) y cangrejos (exopoditos, telson) con un calibre digital (0.01 mm) para estimar las biomásas ingeridas de estas presas, utilizando ecuaciones de regresión entre el tamaño de ciertas estructuras (huesos de peces, apéndices de cangrejos) y el peso total de individuos procedentes de submuestras capturadas en los mismos puntos de muestreo. En el caso de los cangrejos, el cálculo se hizo sin tener en cuenta los quelípedos, ya que se autotomizan con facilidad y rara vez fueron encontrados en los excrementos. Otras categorías de alimento fueron estimadas utilizando el peso medio de las mismas en el área de estudio (frutos, macroinvertebrados bentónicos) o de ejemplares procedentes de colecciones (resto de categorías).

2.2.4. Variables limnológicas

En cada réplica del muestreo de macroinvertebrados se registraron diferentes características limnológicas en relación con el microhábitat físico: profundidad (cm), distancia a la orilla más cercana (m), velocidad del agua ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$), vegetación sumergida (%) y diferentes categorías de sustrato (%) de acuerdo a la clasificación de Platts et al. (1983) para el tamaño de partícula: arcilla (<0.01 cm), arena (0.01-0.5 cm), grava (0.5-7.6 cm), piedra (7.6-30.5 cm) y bloque (>30.5 cm).

En las localidades y momentos de captura de peces y cangrejos se midieron diferentes variables físico-químicas del hábitat fluvial en varias posiciones elegidas aleatoriamente para cada punto de muestreo: temperatura del agua (°C), pH, oxígeno disuelto ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$), sólidos disueltos totales ($\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$), anchura del cauce (m), profundidad (cm), velocidad del agua ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$), vegetación sumergida (%) y composición del sustrato (%). Se derivó una variable adaptada de Statzner et al. (1988) a partir de las observaciones del sustrato:

$$\text{Rugosidad} = [1\cdot(\text{arcilla}) + 2\cdot(\text{arena}) + 3\cdot(\text{grava}) + 4\cdot(\text{piedra}) + 5\cdot(\text{bloque})]\cdot 100^{-1}$$

La velocidad del agua y la profundidad fueron tomadas utilizando un correntímetro con escala graduada en la barra. La velocidad fue medida a $0.6\cdot\text{profundidad}$ para obtener el valor medio de la corriente en esa posición (Allan 1995). El caudal ($\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$) fue estimado en cada punto de muestreo utilizando el método del transecto profundidad-velocidad (Lods-Crozet et al. 2001), seleccionando cuatro perfiles transversales al flujo en los que se midió la profundidad y la velocidad media de n posiciones ($n = \text{anchura}\cdot 20^{-1}$). La composición del sustrato fue visualmente determinada en cada posición. Los datos referentes a las características físico-químicas del agua fueron tomados con un medidor portátil de pH/TDS/temperatura (Eutech, Modelo PC 300) y un medidor portátil de DO (Hanna, Modelo HI 9143).

2.3. Análisis de datos

2.3.1. Análisis generales

Los datos referentes a proporciones fueron transformados con la fórmula “arcoseno (\sqrt{x})”, las longitudes y los pesos fueron transformados logarítmicamente de acuerdo a la fórmula “ $\ln x$ ”, y el resto de variables se transformaron usando la fórmula

“ $\ln(x + 1)$ ”. La normalidad en las distribuciones de los datos y la homogeneidad de varianzas fueron verificadas utilizando los test de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente. El nivel de significación fue establecido con un $\alpha = 0.05$. Los resultados aparecen como medias aritméticas de las variables sin transformar y la medida de dispersión es el error estándar. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa STATISTICA 6.0. (StatSoft, Inc. 2002). El régimen de caudal para cada río fue similar entre los años de muestreo (Fig. 2), por lo que los datos de ambos periodos fueron agrupados.

2.3.2. Macroinvertebrados bentónicos

Las dimensiones del cilindro de Neil fueron usadas para calcular el área de muestreo por réplica, lo cual permite expresar las abundancias de invertebrados en número de individuos y en peso por m^{-2} . Se utilizaron análisis de la varianza (ANOVA) de dos vías para comprobar si había interacción entre la variación estacional de densidades, biomاسas y riqueza taxonómica en cada río. Posteriormente se utilizaron ANOVAs de una vía para comparar estos parámetros poblacionales entre ríos en cada estación.

La similitud entre las comunidades de macroinvertebrados se estimó mediante el cálculo de la distancia de Bray-Curtis (d_{ij}) en cada estación de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$d_{ij} = \sum_{k=1}^n |x_{ik} - x_{jk}| / \sum_{k=1}^n (x_{ik} + x_{jk}),$$

donde i representa el río Bullaque, j el río Estena, k es un determinado grupo taxonómico, n es el número de los diferentes grupos taxonómicos utilizados y x es el

valor medio de densidad o biomasa para cada grupo k . Este índice varía entre 0 (ambas muestras idénticas) y 1 (ningún taxón en común).

Se calcularon los porcentajes de los distintos grupos funcionales tróficos en la comunidad de macroinvertebrados bentónicos utilizando las densidades y biomásas por estación. También se calcularon los porcentajes de las distintas categorías de voltinismo con los datos estacionales agrupados. Se utilizaron test ji-cuadrado (χ^2) para comparar las frecuencias de los distintos grupos entre ríos.

La selección del microhábitat por parte de la fauna bentónica se estimó mediante modelos de regresión múltiple por pasos, donde la densidad de macroinvertebrados fue utilizada como variable dependiente y las características del microhábitat como variables predictoras para cada río en cada estación.

2.3.3. Peces y Cangrejo Rojo Americano

Con los datos de las capturas sucesivas se estimó el número de individuos y el peso de cada especie en cada punto de muestreo, empleando los valores de capturabilidad calculados con el programa MICROFISH 3.0 (Van Deventer & Platts 1985). Estos datos se refirieron a la superficie muestreada para proporcionar una estima de densidad ($\text{ind} \cdot \text{ha}^{-1}$) y biomasa ($\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$). La riqueza de especies y la diversidad fueron calculadas en cada punto de muestreo. La diversidad fue medida con el índice de Shannon (H'):

$$H' = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2 p_i, p_i = n_i/N,$$

donde n_i es el número de individuos de la especie tipo i , N es el número total de individuos y n es el número de especies en el entorno. El tamaño corporal de las

especies y los diferentes parámetros poblacionales fueron comparados entre ríos mediante ANOVAs.

La influencia de las relaciones bióticas se estimó mediante correlaciones de Pearson (r) entre las densidades de especies nativas y exóticas. También se infirieron modelos de regresión múltiple por pasos para determinar la influencia de las características del hábitat sobre la abundancia de distintas comunidades.

Las condiciones corporales de los Peces Sol y de los Blacbases entre muestras fueron estimadas usando un índice de residuos (Jakob et al. 1996), que se derivó de la regresión lineal entre el peso eviscerado y la longitud furcal (Bagamian et al. 2004). Estos índices fueron comparados entre muestras mediante ANOVAs.

Se utilizaron test χ^2 con la corrección de Yates para comparar las frecuencias de estómagos vacíos en las muestras de Peces Sol y Blacbases.

El cálculo de los distintos parámetros de la dieta se realizó omitiendo los estómagos vacíos. Para cada categoría de presa se calcularon tres tipos de frecuencias relativas: el porcentaje de ocurrencia (%F), el porcentaje en número (%N) y el porcentaje en peso (%P).

Se seleccionaron tres intervalos arbitrarios de longitud furcal para los análisis de la dieta del Pez Sol: <40 mm, 40-80 mm y >80 mm. En el caso del estudio del Blacbás, debido a la diferencia en los rangos de tallas de las muestras se utilizaron diferentes intervalos de longitud furcal: <50 mm, 50-100 mm y >100 mm para Cabañeros, y <75 mm, 75-150 mm y >150 mm para el área nativa. En los análisis de condición corporal, dieta y diversidad trófica, la muestra del río Bullaque se comparó, por un lado con una muestra nativa de rango en tamaño similar (<130 mm de longitud furcal) y, por otro lado frente a la muestra total.

Las diversidades en la dieta de ambas especies fueron medidas con el índice de Shannon H' . En el cálculo de este índice, n_i es el número de individuos de la presa tipo i , N es el número total de presas en el contenido estomacal y n es el número de tipos de presas para cada pez. Los valores de diversidad se compararon entre muestras mediante análisis de la covarianza (ANCOVA), usando la longitud furcal como covariable.

La selección de las tres principales presas bentónicas fue evaluada en el Pez Sol utilizando los resultados del estudio de macroinvertebrados para estimar la disponibilidad trófica. Se calculó el índice de selectividad (ϵ_i) de Vanderploeg & Scavia (1979):

$$\epsilon_i = [\alpha_i - (1/n)] / [\alpha_i + (1/n)], \alpha_i = (r_i/p_i) / \sum_{i=1}^n (r_i/p_i),$$

donde r_i es la proporción numérica de la presa i en la dieta, p_i es la proporción numérica de la presa i en el entorno, n es el número de tipos de presas incluidas en el análisis y α_i es el alfa de Manly-Chesson (Chesson 1978) para cada presa i . Los valores de este índice varían entre -1 y 1, donde 1 indica selección positiva, -1 indica selección negativa y 0 implica selección neutra. Estos índices fueron comparados entre ríos mediante ANCOVAs, usando la longitud furcal como covariable.

2.3.4. Excrementos de Nutria

La longitud del tramo en cada punto de muestreo fue utilizada para calcular la abundancia de la Nutria expresada como número de grupos fecales por 100 m de río (Prenda & Granado-Lorencio 1996). Se utilizó un ANOVA de dos vías para comprobar si había interacción entre la variación estacional de la abundancia de la Nutria en cada río. Posteriormente se utilizaron ANOVAs de una vía para comparar dicha abundancia entre ríos en cada estación.

Tras las estimas de biomasa ingeridas se calcularon los parámetros ya indicados en el estudio de la dieta del Pez Sol y del Blacbás para cada categoría de alimento.

La diversidad trófica en la dieta de la nutria fue medida con el índice de Shannon H' . La interacción entre los factores estación y río para este índice se comprobó con un ANOVA de dos vías. Posteriormente se comparó este parámetro entre ríos en cada estación con ANOVAs de una vía.

La selección de los peces y el Cangrejo Rojo Americano como presas durante el verano fue evaluada de la misma forma que en el estudio de la dieta del Pez Sol, utilizando los resultados referentes a las comunidades de peces y Cangrejo Rojo para estimar su disponibilidad en el entorno. Estos índices fueron comparados entre ríos mediante ANCOVAs, usando el peso total del grupo fecal como covariable.

Los resultados referentes a las proporciones de biomasa ingerida que aparecen en el presente trabajo fueron expresados estacionalmente junto con los de un estudio sobre la alimentación de la Nutria antes de la introducción del Cangrejo Rojo Americano (década de 1970) en el área de estudio (Cuesta 1994). En ese trabajo, la metodología de muestreo empleada y el análisis de los datos fueron similares al nuestro.

3. Resultados



Río Bullaque

3.1. Comunidades de macroinvertebrados bentónicos



Muestra de macroinvertebrados bentónicos

La variación estacional de los diferentes parámetros poblacionales fue significativamente distinta entre ríos ($F_{3,856} = 3.89$, $P < 0.01$ para la densidad; $F_{3,856} = 4.82$, $P < 0.01$ para la biomasa; $F_{3,856} = 3.36$, $P < 0.05$ para la riqueza taxonómica) (Fig. 3). El río Bullaque presentó el mismo patrón de fluctuación a lo largo del año para los tres parámetros poblacionales estudiados, mientras que la variación de abundancias fue menor en el Estena. En concreto, la densidad de macroinvertebrados fue significativamente superior en el río Bullaque durante la primavera ($F_{1,214} = 4.31$, $P < 0.05$) y, particularmente en verano ($F_{1,214} = 7.07$, $P < 0.01$) (Fig. 3a). Sólo se encontraron diferencias significativas para la biomasa entre ríos durante el verano, siendo la media del río Bullaque superior ($F_{1,214} = 11.74$, $P < 0.001$) (Fig. 3b).

La variación estacional de la riqueza taxonómica fue prácticamente opuesta entre ambos ríos. Este parámetro fue significativamente superior en el río Estena durante el invierno ($F_{1,214} = 4.21$, $P < 0.05$) e inferior en el mismo río durante el verano ($F_{1,214} = 6.51$, $P < 0.05$) (Fig. 3c).

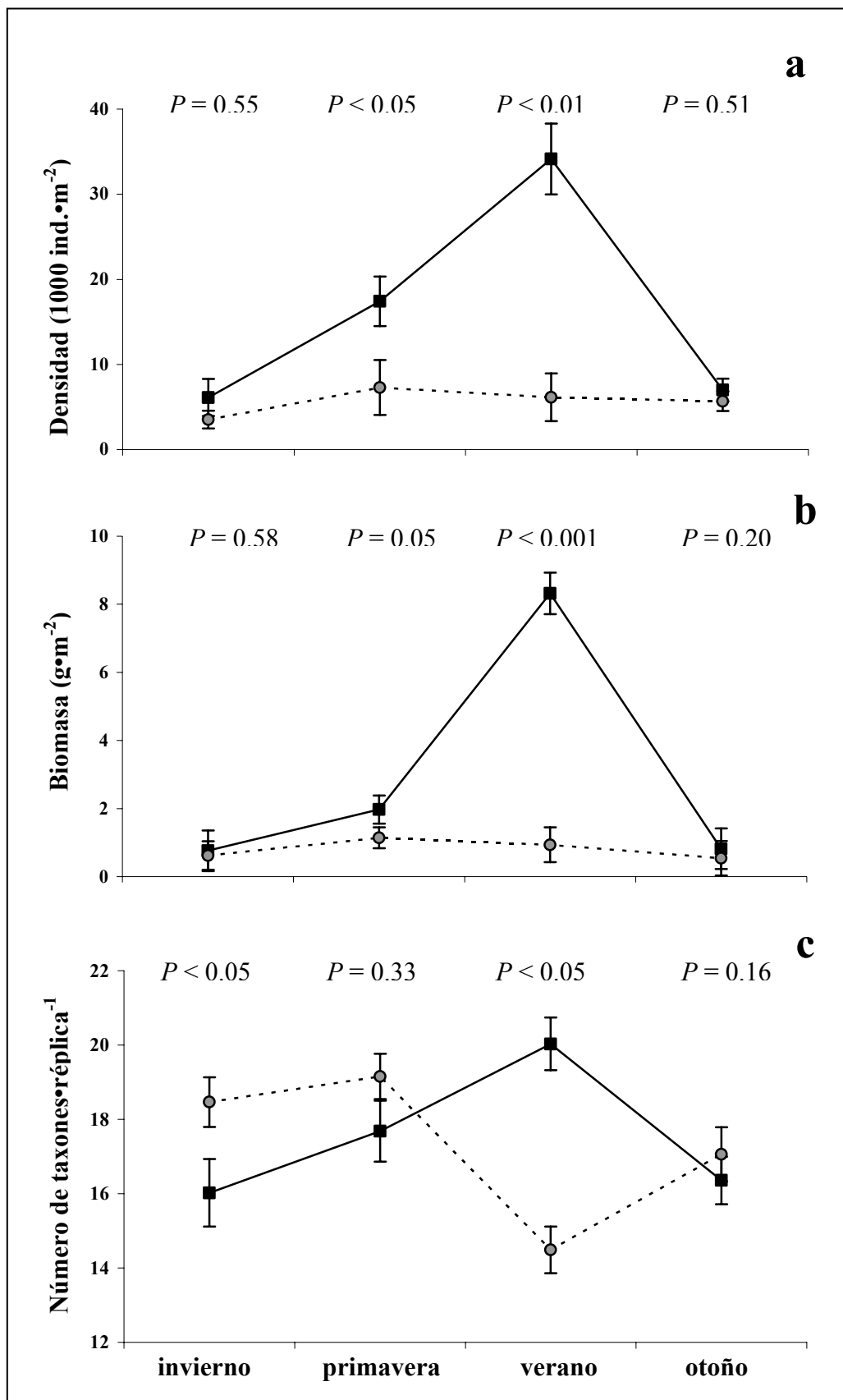


Fig. 3. Variación estacional en la densidad (a), la biomasa (b) y la riqueza taxonómica (c) de macroinvertebrados bentónicos en los ríos Bullaque (cuadrados) y Estena (círculos).

Las distancias de Bray-Curtis presentaron un patrón de variación estacional similar para ambos tipos de abundancias, aunque fueron siempre mayores las calculadas a partir de los datos de biomasa (Tabla 1). Las comunidades de macroinvertebrados bentónicos presentaron una mayor similitud durante el invierno, haciéndose cada vez más diferentes hasta llegar al verano. En otoño, las distancias se redujeron hasta valores intermedios entre invierno y primavera (Tabla 1).

Tabla 1. Variación estacional en las distancias de Bray-Curtis entre las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en los ríos estudiados.

| | invierno | primavera | verano | otoño |
|-----------------|-----------------|------------------|---------------|--------------|
| Densidad | 0.19 | 0.71 | 0.84 | 0.53 |
| Biomasa | 0.39 | 0.73 | 0.92 | 0.63 |

Las diferencias en la contribución de los distintos grupos funcionales tróficos (GFT) en densidad fueron altamente significativas para todas las estaciones ($\chi^2 = 51.61$, $P < 0.001$ en invierno; $\chi^2 = 57.73$, $P < 0.001$ en primavera; $\chi^2 = 151.33$, $P < 0.001$ en verano; $\chi^2 = 101.89$, $P < 0.001$ en otoño) (Fig. 4a). Los grupos “raspador” y “colector” fueron dominantes en ambos ríos durante las estaciones de invierno y primavera. En verano, el grupo dominante en el río Bullaque fue el “filtrador”, mientras que en el río Estena fue el “colector”. Este grupo también contribuyó mayoritariamente a la densidad de macroinvertebrados bentónicos en el río Estena durante el otoño, mientras que en la misma estación, los grupos “filtrador”, “colector” y “raspador” contribuyeron de forma similar en el río Bullaque (Fig. 4a).

En cuanto a la biomasa, la composición de GFT fue similar en ambos ríos durante el invierno. Las diferencias volvieron a ser altamente significativas el resto de estaciones ($\chi^2 = 55.50$, $P < 0.001$ en primavera; $\chi^2 = 97.76$, $P < 0.001$ en verano; $\chi^2 =$

45.38, $P < 0.001$ en otoño) (Fig. 4b). Los grupos “raspador” y “colector” volvieron a ser dominantes en ambos ríos durante las estaciones de invierno y primavera, aunque el grupo “colector” fue más importante. Durante el verano y el otoño, el patrón de variación fue similar al de la densidad. La contribución de los grupos “tritador” y “depredador” fue más patente que en el caso de la densidad (Fig. 4b).

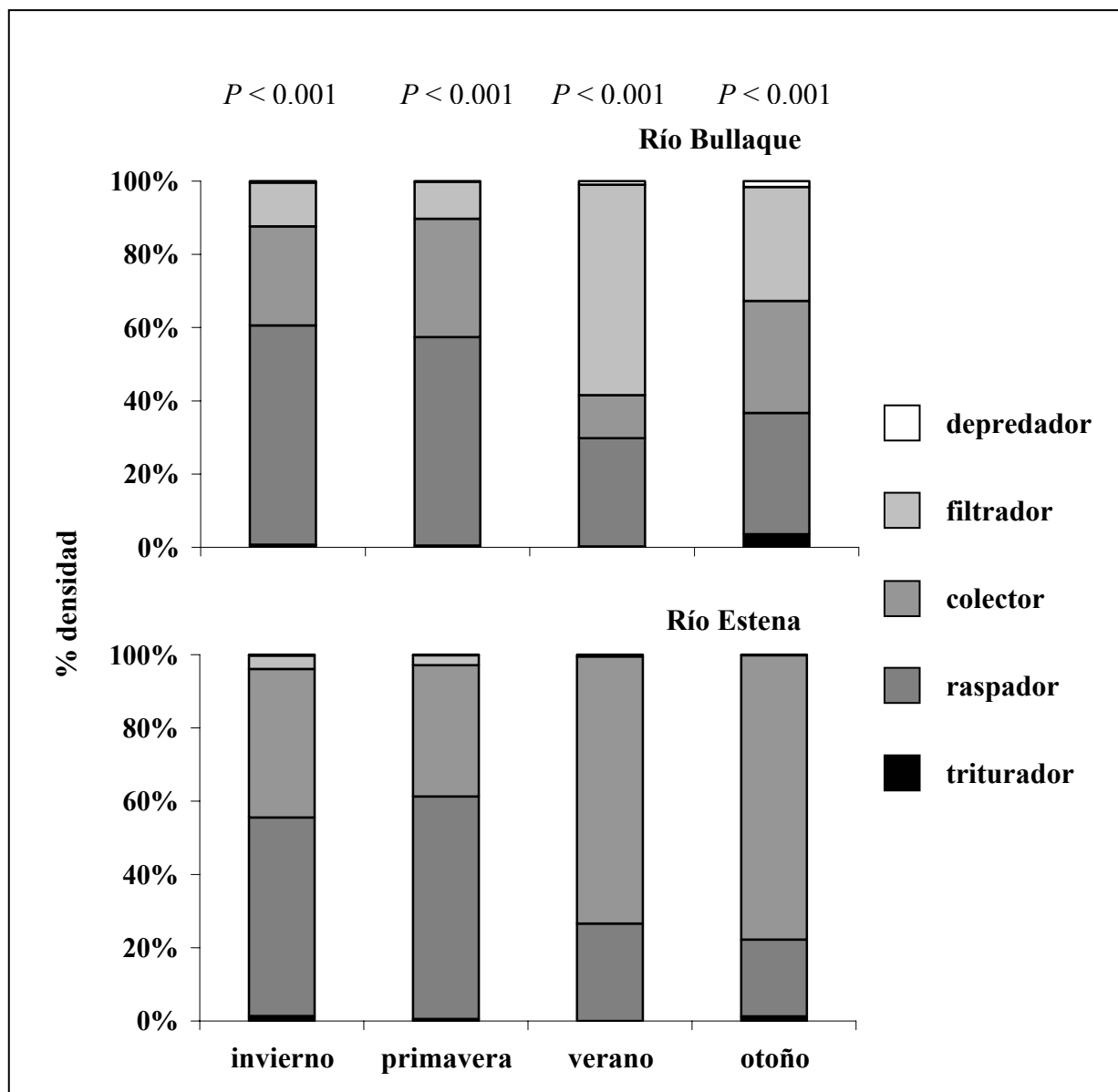


Fig. 4a. Variación estacional en la contribución de la densidad de los diferentes GFT de macroinvertebrados bentónicos para cada río.

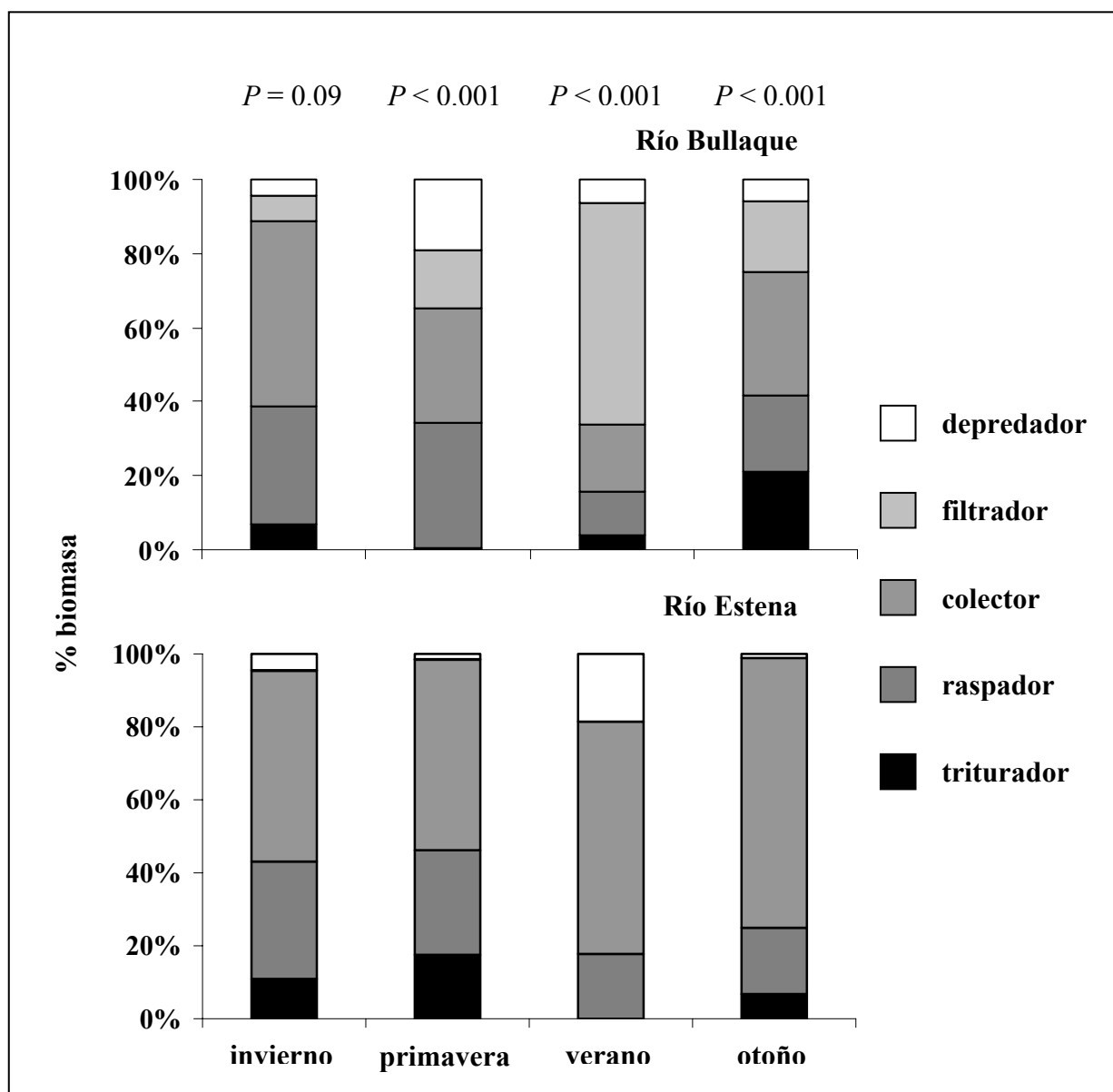


Fig. 4b. Variación estacional en la contribución de la biomasa de los diferentes GFT de macroinvertebrados bentónicos para cada río.

Se encontraron diferencias altamente significativas entre ríos para la proporción de abundancias de las distintas categorías de voltinismo (Tabla 2). La contribución en densidad y biomasa se incrementa hacia el multivoltinismo en ambos ríos, aunque en el río Bullaque, la proporción de taxones con una o menos de una generación al año fueron claramente superiores.

Tabla 2. Contribución en densidad y biomasa de las diferentes categorías de voltinismo de macroinvertebrados bentónicos en los ríos muestreados.

| | Río | <univoltino | univoltino | multivoltino | χ^2 | P |
|-----------------|-----------------|-------------|------------|--------------|----------|---------|
| Densidad | Bullaque | 0.97 | 6.55 | 92.48 | 46.82 | < 0.001 |
| | Estena | 0.26 | 3.17 | 96.57 | | |
| Biomasa | Bullaque | 0.92 | 9.01 | 90.07 | 14.05 | < 0.001 |
| | Estena | 0.19 | 2.96 | 96.85 | | |

Las densidades de los macroinvertebrados bentónicos variaron en relación con las características del microhábitat físico dependiendo de la estación y del río (Tabla 3). En invierno, la profundidad fue un factor importante en los modelos para ambos ríos. En el río Bullaque, la abundancia estuvo relacionada con la proporción de vegetación y de grava, mientras que en el río Estena fueron seleccionados tamaños de partícula mucho mayores en zonas cercanas a la orilla. En primavera, el porcentaje de vegetación sumergida fue la única variable que se correlacionó con la abundancia en el río Bullaque, mientras que en el río Estena se evitaron sustratos de partículas gruesas. En verano, la velocidad del agua apareció en ambos modelos, pero en el río Estena fue el parámetro más importante. Esta variable fue la única seleccionada para el modelo de regresión en el río Estena durante el otoño. En esta misma estación, la abundancia de macroinvertebrados bentónicos en el río Bullaque fue mayor cerca de la orilla sobre sustrato arcilloso.

Tabla 3. Modelos de regresión múltiple por pasos entre las densidades de macroinvertebrados bentónicos y las variables de microhábitat para cada estación en los ríos Bullaque ($n = 96$) y Estena ($n = 120$).

| Estación | Río | r^2 | F | P | Parámetro | Coefficiente | P |
|-----------|-----------|----------|--------|---------|-------------|--------------|---------|
| invierno | Bullaque | 0.59 | 11.69 | < 0.001 | profundidad | 4.75 | < 0.001 |
| | | | | | vegetación | 2.45 | < 0.001 |
| | | | | | grava | 3.22 | < 0.01 |
| | | | | | constante | 0.32 | 0.75 |
| | Estena | 0.97 | 107.04 | < 0.001 | distancia | -2.84 | < 0.01 |
| | | | | | profundidad | 18.02 | < 0.05 |
| | | | | | bloque | 7.45 | < 0.05 |
| | | | | | constante | 8.69 | < 0.001 |
| primavera | Bullaque | 0.34 | 13.32 | < 0.001 | vegetación | 1.84 | < 0.01 |
| | | | | | constante | 5.24 | < 0.001 |
| | Estena | 0.45 | 10.84 | < 0.001 | arena | 14.58 | < 0.05 |
| | | | | | piedra | -19.93 | < 0.05 |
| | | | | | constante | 21.52 | < 0.05 |
| | verano | Bullaque | 0.33 | 5.70 | < 0.01 | piedra | 13.45 |
| velocidad | | | | | | 3.05 | < 0.05 |
| constante | | | | | | 8.93 | < 0.001 |
| Estena | | 0.86 | 12.55 | < 0.001 | velocidad | 26.74 | < 0.001 |
| | | | | | arcilla | -7.40 | < 0.01 |
| | | | | | profundidad | -7.22 | < 0.05 |
| | | | | | constante | 8.10 | < 0.001 |
| otoño | | Bullaque | 0.90 | 31.20 | < 0.001 | distancia | -0.77 |
| | arcilla | | | | | 3.92 | < 0.05 |
| | constante | | | | | 5.69 | < 0.001 |
| | Estena | 0.23 | 6.13 | < 0.05 | velocidad | 4.93 | < 0.001 |
| | | | | | constante | 5.35 | < 0.001 |

3.2. Comunidades de peces y Cangrejo Rojo Americano



Calandino *Squalius alburnoides* (arriba) y
Jarabugo *Anaecypris hispanica* (abajo)

Las comunidades de peces de las localidades muestreadas por métodos cuantitativos estuvieron formadas por especies endémicas de la familia Cyprinidae: el Jarabugo *Anaocypris hispanica*, la Pardilla *Iberochondrostoma lemmingii*, el Barbo Cabecicorto *Luciobarbus microcephalus*, el Calandino *Squalius alburnoides* y el Cacho *Squalius pyrenaicus*. También estuvo presente en el área de estudio una especie endémica de la familia Cobitidae: la Colmilleja *Cobitis paludica*. Las especies exóticas fueron la Gambusia *Gambusia holbrooki* de la familia Poeciliidae y dos especies de la familia Centrarchidae, el Pez Sol *Lepomis gibbosus* y el Blacbás *Micropterus salmoides*. También se capturó el Cangrejo Rojo Americano *Procambarus clarkii* de la familia Cambaridae. El Jarabugo y el Barbo Cabecicorto sólo fueron encontrados en el río Estena, mientras que los peces exóticos Gambusia y Blacbás sólo se capturaron en el río Bullaque.

El Jarabugo fue la especie que presentó menor densidad. La Pardilla fue significativamente más abundante en el río Bullaque y el Cacho en el Estena. El exótico Cangrejo Rojo también fue más abundante en este último curso fluvial. El Pez Sol presentó una densidad mayor en el río Bullaque. Teniendo en cuenta sólo los peces, las especies exóticas (principalmente Gambusia y Pez Sol) contribuyeron en mayor proporción a la densidad total muestreada en el río Bullaque, apareciendo un patrón opuesto en el río Estena. El Cangrejo Rojo presentó una densidad media superior a 12000 ind.·ha⁻¹ en el río Bullaque y llegó casi a 35000 ind.·ha⁻¹ de media en el río Estena (Tabla 4a).

Tabla 4a. Densidades (ind.·ha⁻¹) de las especies de peces y Cangrejo Rojo Americano en los ríos muestreados.

| Especie | Bullaque | Estena | <i>F</i>_{1,34} | <i>P</i> |
|-------------------------|-----------------|---------------|--------------------------------|-----------------|
| <i>A. hispanica</i> | - | 71 ± 9 | - | - |
| <i>I. lemmingii</i> | 354 ± 24 | 139 ± 25 | 5.81 | < 0.05 |
| <i>L. microcephalus</i> | - | 953 ± 145 | - | - |
| <i>S. alburnoides</i> | 2293 ± 377 | 3065 ± 363 | 2.68 | 0.11 |
| <i>S. pyrenaicus</i> | 116 ± 17 | 720 ± 83 | 7.45 | < 0.01 |
| <i>C. paludica</i> | 1098 ± 186 | 1332 ± 135 | 1.42 | 0.24 |
| <i>G. holbrooki</i> | 3284 ± 808 | - | - | - |
| <i>L. gibbosus</i> | 1203 ± 123 | 911 ± 139 | 4.14 | < 0.05 |
| <i>M. salmoides</i> | 298 ± 34 | - | - | - |
| <i>P. clarkii</i> | 12592 ± 3404 | 34473 ± 5313 | 5.02 | < 0.05 |

En cuanto a la abundancia en biomasa, el Jarabugo volvió a ser la especie menos abundante. Sólo se encontraron diferencias significativas entre ríos para la Pardilla, el Cacho y el Cangrejo Rojo, presentando patrones de variación similares al caso de las densidades. La biomasa de peces autóctonos fue mayor que la de los introducidos en ambos ríos, aunque el Cangrejo Rojo fue, de nuevo, la especie dominante (Tabla 4b).

Table 4b. Biomosas (kg·ha⁻¹) de las especies de peces y Cangrejo Rojo Americano en los ríos muestreados.

| Especie | Bullaque | Estena | <i>F</i>_{1,34} | <i>P</i> |
|-------------------------|-----------------|---------------|--------------------------------|-----------------|
| <i>A. hispanica</i> | - | < 0.1 | - | - |
| <i>I. lemmingii</i> | 0.7 ± 0.1 | 0.2 ± 0.1 | 5.05 | < 0.05 |
| <i>L. microcephalus</i> | - | 1.8 ± 0.3 | - | - |
| <i>S. alburnoides</i> | 4.5 ± 0.8 | 6.1 ± 0.9 | 2.11 | 0.16 |
| <i>S. pyrenaicus</i> | 0.3 ± 0.2 | 4.0 ± 0.3 | 5.40 | < 0.05 |
| <i>C. paludica</i> | 3.6 ± 0.4 | 2.3 ± 0.3 | 1.92 | 0.17 |
| <i>G. holbrooki</i> | 1.1 ± 0.2 | - | - | - |
| <i>L. gibbosus</i> | 5.5 ± 0.9 | 5.3 ± 0.8 | 1.01 | 0.32 |
| <i>M. salmoides</i> | 0.2 ± 0.1 | - | - | - |
| <i>P. clarkii</i> | 79.5 ± 17.5 | 179.9 ± 27.5 | 4.61 | < 0.05 |

Se encontraron diferencias altamente significativas entre ríos para el tamaño del Calandino, la Colmilleja, el Pez Sol y el Cangrejo Rojo. Siendo la media de talla inferior en el río Estena para las especies endémicas, mientras que el tamaño de las introducidas fue mayor en este mismo curso (Tabla 5).

Tabla 5. Longitudes (mm) furcal de peces y total del Cangrejo Rojo Americano en los ríos muestreados.

| Especie (n) | Bullaque (rango) | Estena (rango) | F | P |
|------------------------------|-------------------------|-----------------------|----------|----------|
| <i>A. hispanica</i> (4) | - | 42 ± 3.5 (37-54) | - | - |
| <i>I. lemmingi</i> (40) | 45 ± 2.7 (28-102) | 50 ± 1.7 (44-54) | 0.58 | 0.45 |
| <i>L. microcephalus</i> (64) | - | 45 ± 1.9 (31-143) | - | - |
| <i>S. alburnoides</i> (457) | 50 ± 1.0 (17-92) | 46 ± 0.9 (20-75) | 11.84 | < 0.001 |
| <i>S. pyrenaicus</i> (54) | 57 ± 5.1 (36-80) | 62 ± 3.1 (36-132) | 0.42 | 0.52 |
| <i>C. paludica</i> (161) | 76 ± 2.4 (22-122) | 61 ± 1.4 (35-82) | 22.37 | < 0.001 |
| <i>G. holbrooki</i> (263) | 26 ± 0.5 (12-54) | - | - | - |
| <i>L. gibbosus</i> (194) | 58 ± 2.1 (34-109) | 69 ± 2.0 (24-118) | 14.27 | < 0.001 |
| <i>M. salmoides</i> (47) | 54 ± 5.0 (20-127) | - | - | - |
| <i>P. clarkii</i> (1620) | 57 ± 0.6 (16-120) | 63 ± 0.5 (19-108) | 53.24 | < 0.001 |

Se encontraron diferencias muy significativas entre ríos para la riqueza de especies ($F_{1,34} = 17.79$, $P < 0.001$) y la diversidad ($F_{1,34} = 7.48$, $P < 0.01$) si sólo se tienen en cuenta las especies de peces nativas, presentando ambos parámetros valores superiores en el río Estena (Fig. 5 arriba). La diversidad aumentó para el total de peces, pero disminuyó cuando se introdujeron los datos referentes al Cangrejo Rojo (Fig. 5 abajo).

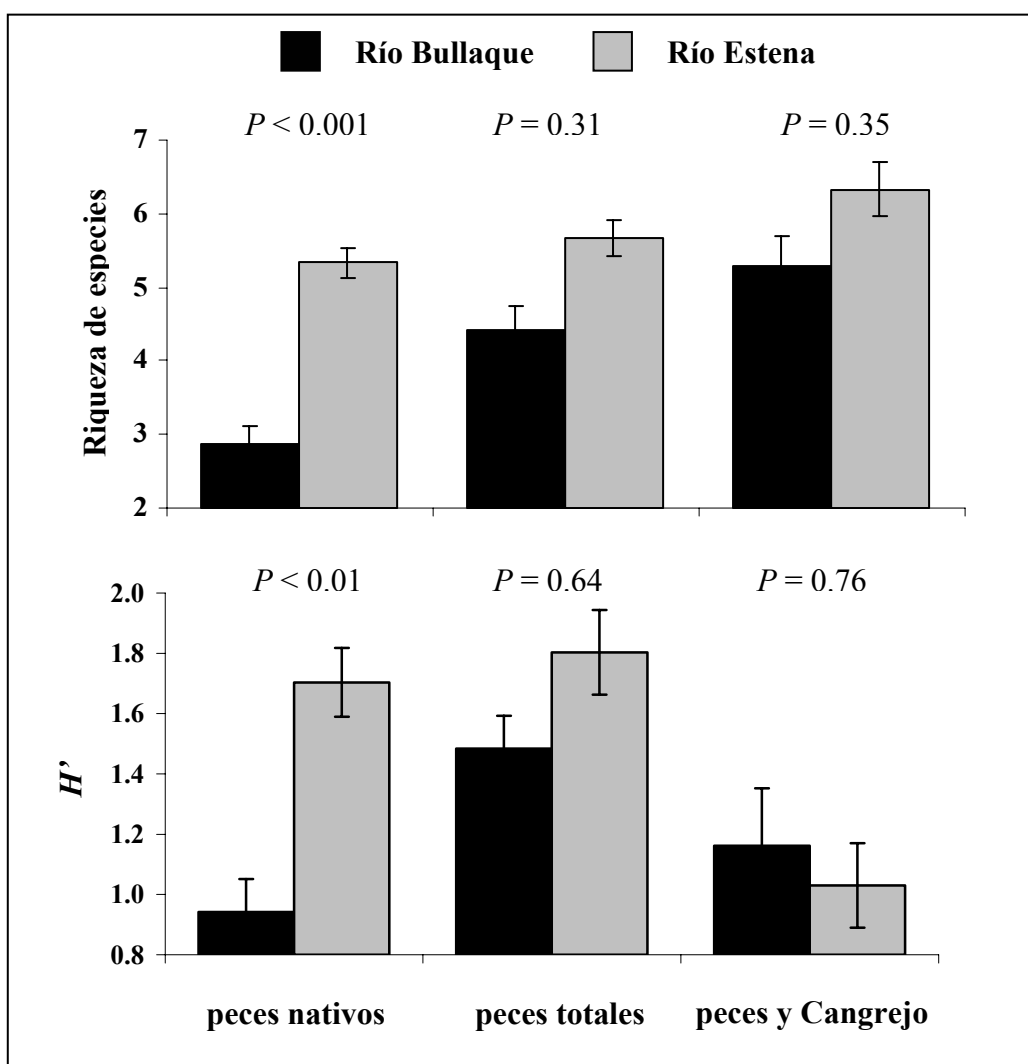


Fig. 5. Riqueza de especies y diversidad de las comunidades de peces y Cangrejo Rojo Americano en los ríos muestreados.

La densidad de Blacbás mostró correlación negativa con todas las de las especies nativas, excepto con la Colmilleja. El Cangrejo Rojo también mostró este tipo de correlación con el Calandino y la Colmilleja. La densidad de esta última especie estuvo fuertemente correlacionada con las de la Gambusia y el Pez Sol (Tabla 6).

Tabla 6. Matriz de correlaciones de Pearson (r) entre las densidades de especies de peces nativas y las de especies exóticas. $n = 36$, excepto para Gambusia y Blacbás ($n = 16$). * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

| Especie | <i>G. holbrooki</i> | <i>L. gibbosus</i> | <i>M. salmoides</i> | <i>P. clarkii</i> |
|-----------------------|---------------------|--------------------|---------------------|-------------------|
| <i>I. lemmingii</i> | 0.52 | 0.06 | -0.70* | -0.10 |
| <i>S. alburnoides</i> | 0.45 | 0.29 | -0.61* | -0.71** |
| <i>S. pyrenaicus</i> | -0.29 | -0.36 | -0.62* | 0.31 |
| <i>C. paludica</i> | 0.94*** | 0.83** | 0.03 | -0.66* |

La temperatura fue un factor asociado con las densidades del Calandino y de la Pardilla. El Calandino fue más abundante en tramos de menor temperatura, mientras que la Pardilla presentó un patrón opuesto. Esta última especie fue más común en zonas donde la concentración de oxígeno disuelto y la cantidad de vegetación sumergida eran superiores. El Cacho y la Colmilleja evitaron lugares con elevada concentración de sólidos disueltos.

Por su parte, las tres especies de peces exóticos fueron más abundantes en zonas profundas. El Blacbás también fue más frecuente en zonas de baja velocidad. Otro factor asociado positivamente con la abundancia de la Gambusia fue la abundancia de vegetación en tramos de cauce ancho. La densidad del Cangrejo Rojo fue mayor en hábitats de escasa velocidad y cierta acidez del agua (Tabla 7).

Tabla 7. Modelos de regresión múltiple por pasos entre las densidades de las especies nativas más abundantes y las especies exóticas frente a las variables de hábitat en los ríos muestreados. $n = 36$, excepto para *Gambusia* y *Blacbás* ($n = 16$).

| Origen | Especie | r^2 | F | P | Parámetro | Coefficiente | P |
|---------|-----------------------|-------|-------|---------|-------------------|--------------|---------|
| nativo | <i>I. lemmingii</i> | 0.85 | 11.73 | < 0.001 | oxígeno | 9.70 | < 0.01 |
| | | | | | temperatura | 5.62 | < 0.01 |
| | | | | | vegetación | 1.05 | < 0.01 |
| | | | | | constante | -35.96 | 0.28 |
| | <i>S. alburnoides</i> | 0.68 | 17.38 | < 0.001 | temperatura | -47.73 | < 0.01 |
| | | | | | constante | 59.44 | < 0.01 |
| | <i>S. pyrenaicus</i> | 0.94 | 29.63 | < 0.001 | sólidos disueltos | -6.28 | < 0.001 |
| | | | | | vegetación | 8.08 | < 0.01 |
| | | | | | anchura | -2.48 | < 0.01 |
| | | | | | constante | 31.87 | < 0.001 |
| | <i>C. paludica</i> | 0.48 | 3.98 | < 0.05 | profundidad | 11.16 | < 0.05 |
| | | | | | sólidos disueltos | -13.26 | < 0.05 |
| | | | | | constante | 24.33 | 0.27 |
| exótico | <i>G. holbrooki</i> | 0.99 | 25.88 | < 0.001 | profundidad | 99.35 | < 0.05 |
| | | | | | vegetación | 50.74 | < 0.05 |
| | | | | | anchura | 30.40 | < 0.05 |
| | | | | | rugosidad | -102.28 | < 0.05 |
| | | | | | constante | 11.17 | 0.87 |
| | <i>L. gibbosus</i> | 0.51 | 8.40 | < 0.01 | profundidad | 8.43 | < 0.05 |
| | | | | | constante | -27.75 | < 0.05 |
| | <i>M. salmoides</i> | 0.89 | 28.59 | < 0.001 | profundidad | 7.89 | < 0.001 |
| | | | | | velocidad | -1.79 | < 0.001 |
| | | | | | constante | -20.45 | < 0.001 |
| | <i>P. clarkii</i> | 0.93 | 44.29 | < 0.001 | velocidad | -32.17 | < 0.01 |
| | | | | | pH | -18.27 | < 0.05 |
| | | | | | constante | 36.18 | 0.23 |

3.3. Hábitos alimentarios y condición corporal del Pez Sol



Pez Sol *Lepomis gibbosus*

La regresión lineal entre los logaritmos del peso corporal y de la talla del conjunto de ejemplares [$\ln(\text{peso eviscerado}) = -11.20 + 3.05 \ln(\text{longitud furcal})$] fue altamente significativa ($r^2 = 0.99$, $F_{1,192} = 20749.16$, $P < 0.001$). El índice de residuos para la muestra del río Bullaque (0.035 ± 0.005) fue significativamente superior que para la procedente del río Estena (-0.016 ± 0.009) ($F_{1,192} = 10.78$, $P < 0.01$).

La frecuencia de estómagos vacíos fue inferior en el río Bullaque (4.35%) que en el río Estena (20.00%) ($\chi^2 = 7.60$, $P < 0.01$). En el río Bullaque, las larvas de Diptera fueron presas importantes en la dieta del Pez Sol, aunque las ninfas de Ephemeroptera y las ninfas indeterminadas (la mayor parte serían también Ephemeroptera) contribuyeron más a la biomasa ingerida. Los crustáceos planctónicos (Cladocera y Copepoda) fueron importantes en ocurrencia y, sobre todo en proporción numérica. Otro valor elevado fue la frecuencia de aparición de las larvas de Trichoptera. Un resultado también remarcable fue la elevada ocurrencia de restos vegetales (Tabla 8a). Esta categoría de alimento presentó una frecuencia similar en el río Estena. En este curso, la importancia de las larvas de Diptera fue mucho mayor, disminuyendo los valores de los parámetros de la dieta para otras presas que habían sido más importantes en el río Bullaque como las ninfas de Ephemeroptera, los crustáceos planctónicos y las larvas de Trichoptera. Aparecieron nuevas categorías de presas en la dieta de los Peces Sol procedentes del río Estena, de entre las que destacan el Camarón de Río *Atyaephyra desmaresti* (Millet) y la Gambusia por su aporte al porcentaje en peso; en cambio, presas como los Oligochaeta, que en el río Bullaque tuvieron cierta importancia como biomasa ingerida, no se encontraron en el río Estena (Tabla 8b).

Tabla 8a. Dieta del Pez Sol en el río Bullaque.

*Ephemeroptera o Plecoptera.

| Categoría de alimento | %F | %N | %P |
|------------------------------|-----------|-----------|-----------|
| Restos vegetales | 22.73 | - | 5.82 |
| Oligochaeta | 4.55 | 0.17 | 12.77 |
| Mollusca | - | - | - |
| Acari | 4.55 | 0.11 | 0.11 |
| Araneae | 1.52 | 0.03 | 0.35 |
| Crustacea | | | |
| Cladocera y Copepoda | 40.91 | 45.71 | 2.23 |
| <i>Atyaephyra desmaresti</i> | - | - | - |
| Insecta | | | |
| Ephemeroptera (ninfas) | 37.88 | 6.83 | 15.21 |
| Plecoptera (ninfas) | 4.55 | 0.08 | 0.11 |
| Ninfas indeterminadas* | 45.45 | 11.99 | 34.79 |
| Anisoptera (ninfas) | 1.52 | 0.03 | 0.35 |
| Zygoptera (ninfas) | 3.03 | 0.06 | 1.42 |
| Odonata indeterminados | 1.52 | 0.03 | 0.35 |
| Orthoptera (adultos) | 1.52 | 0.03 | 0.35 |
| Heteroptera (adultos) | 10.61 | 0.25 | 2.87 |
| Megaloptera (larvas) | - | - | . |
| Trichoptera (larvas) | 40.91 | 4.34 | 3.51 |
| Diptera (adultos) | - | - | - |
| Diptera (larvas) | 69.70 | 29.66 | 18.94 |
| Formicidae (adultos) | - | - | - |
| Coleoptera (adultos) | 3.03 | 0.06 | 0.71 |
| Coleoptera (larvas) | - | - | - |
| Peces | | | |
| Huevos | 4.55 | 0.62 | 0.11 |
| <i>Gambusia holbrooki</i> | - | - | - |

Tabla 8b. Dieta del Pez Sol en el río Estena.

*Ephemeroptera o Plecoptera.

| Categoría de alimento | %F | %N | %P |
|------------------------------|-----------|-----------|-----------|
| Restos vegetales | 20.00 | - | 1.46 |
| Oligochaeta | - | - | - |
| Mollusca | 8.00 | 0.86 | 0.49 |
| Acari | 2.00 | 0.16 | 0.03 |
| Araneae | - | - | - |
| Crustacea | | | |
| Cladocera y Copepoda | 5.00 | 8.40 | 0.08 |
| <i>Atyaephyra desmaresti</i> | 5.00 | 0.54 | 4.27 |
| Insecta | | | |
| Ephemeroptera (ninfas) | 24.00 | 6.69 | 7.44 |
| Plecoptera (ninfas) | 1.00 | 0.08 | 0.15 |
| Ninfas indeterminadas* | 21.00 | 4.82 | 6.43 |
| Anisoptera (ninfas) | 1.00 | 0.23 | 0.61 |
| Zygoptera (ninfas) | - | - | - |
| Odonata indeterminados | 2.00 | 0.16 | 0.46 |
| Orthoptera (adultos) | - | - | - |
| Heteroptera (adultos) | 13.00 | 1.17 | 0.87 |
| Megaloptera (larvas) | 3.00 | 0.23 | 2.44 |
| Trichoptera (larvas) | 10.00 | 1.32 | 2.88 |
| Diptera (adultos) | 1.00 | 0.08 | 1.22 |
| Diptera (larvas) | 80.00 | 72.61 | 58.16 |
| Formicidae (adultos) | 2.00 | 0.16 | 0.38 |
| Coleoptera (adultos) | 1.00 | 0.08 | 1.22 |
| Coleoptera (larvas) | 3.00 | 0.23 | 2.14 |
| Peces | | | |
| Huevos | 4.00 | 1.48 | 0.12 |
| <i>Gambusia holbrooki</i> | 9.00 | 0.70 | 9.15 |

El porcentaje de biomasa ingerida varió considerablemente con el tamaño del Pez Sol y se apreciaron diferencias notables entre ríos (Fig. 6). Los crustáceos planctónicos (Cladocera y Copepoda) contribuyeron escasamente a la biomasa ingerida, siendo más apreciables en el río Estena para los individuos más pequeños. Las ninfas de Ephemeroptera y Plecoptera fueron las presas más importantes en el río Bullaque, presentando el porcentaje más alto en los ejemplares mayores. En el río Estena, las presas que más biomasa aportaron a la dieta en los intervalos más pequeños fueron las larvas de Diptera. En los peces más grandes, la mayor proporción de biomasa se debió a la Gambusia. Las larvas de Trichoptera supusieron un recurso considerable (más de un 30%) para los individuos de menor talla en el río Estena. Las ninfas de Odonata y los adultos de Heteroptera fueron más importantes en el río Bullaque, mientras que otros invertebrados lo fueron en el río Estena. El porcentaje de materia vegetal ingerida fue mayor en el río Bullaque y presentó una contribución similar para todas las tallas. Esta categoría fue más importante para el menor intervalo de talla en el río Estena.

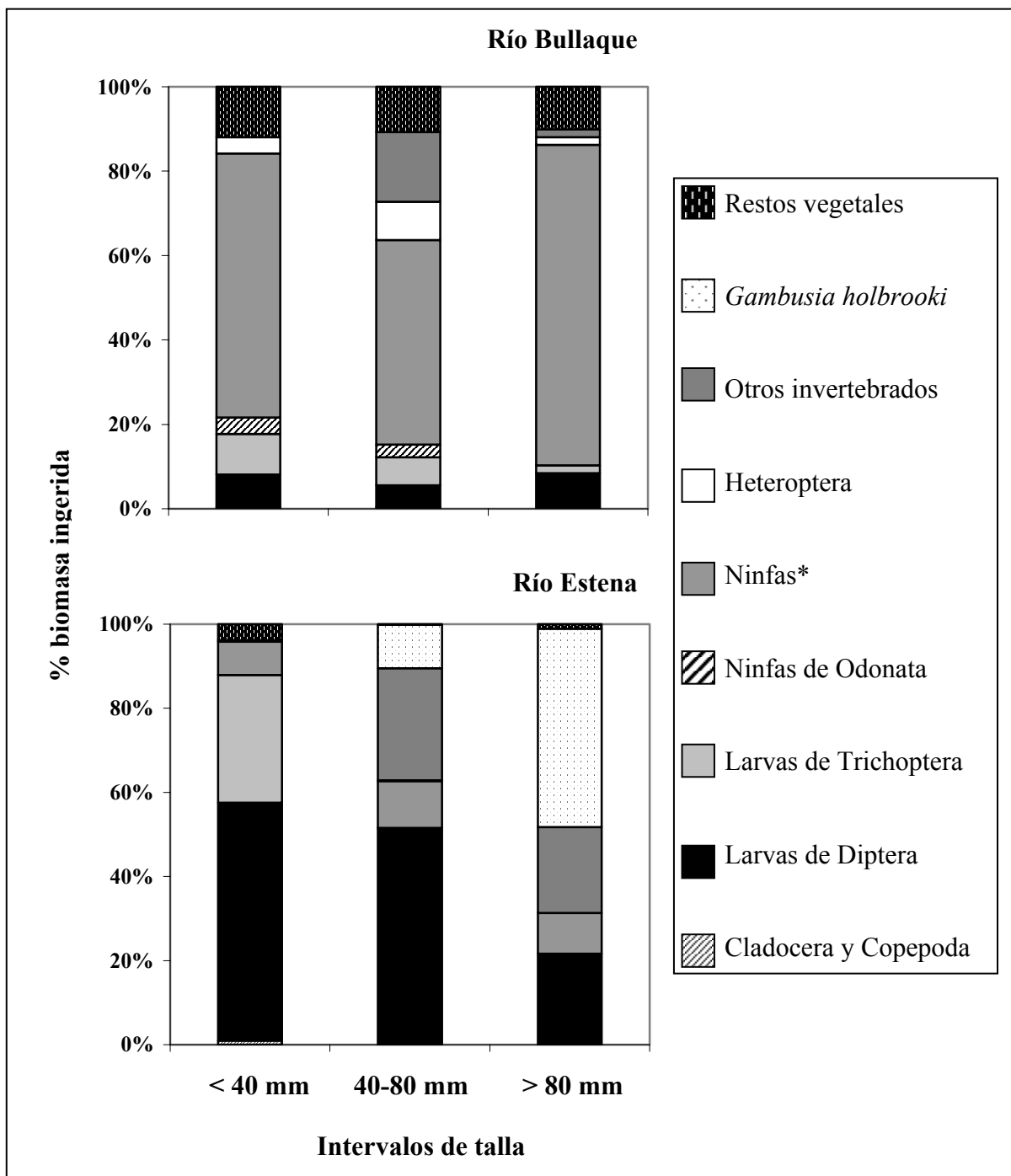


Fig. 6. Porcentaje de biomasa ingerida para diferentes categorías de alimento en la dieta del Pez Sol. Se muestran los resultados para cada río muestreado y por intervalos de tallas.

A pesar de la variación del porcentaje de biomasa en la dieta con la longitud del pez, la diversidad trófica fue similar para todas las tallas ($r^2 < 0.01$, $F_{1,163} = 1.19$, $P > 0.05$), aunque fue significativamente superior en el río Bullaque (0.93 ± 0.11) que en el río Estena (0.41 ± 0.09) ($F_{1,163} = 12.33$, $P < 0.001$).

Las selectividades para los dos grupos de larvas (Diptera y Trichoptera) mostraron diferencias significativas entre ríos. Así, las del orden Diptera presentaron valores del índice más elevados en el río Estena ($F_{1,163} = 7.61$, $P < 0.01$), mientras que las larvas de Trichoptera fueron más seleccionadas en el río Bullaque ($F_{1,163} = 32.42$, $P < 0.001$) (Fig. 7).

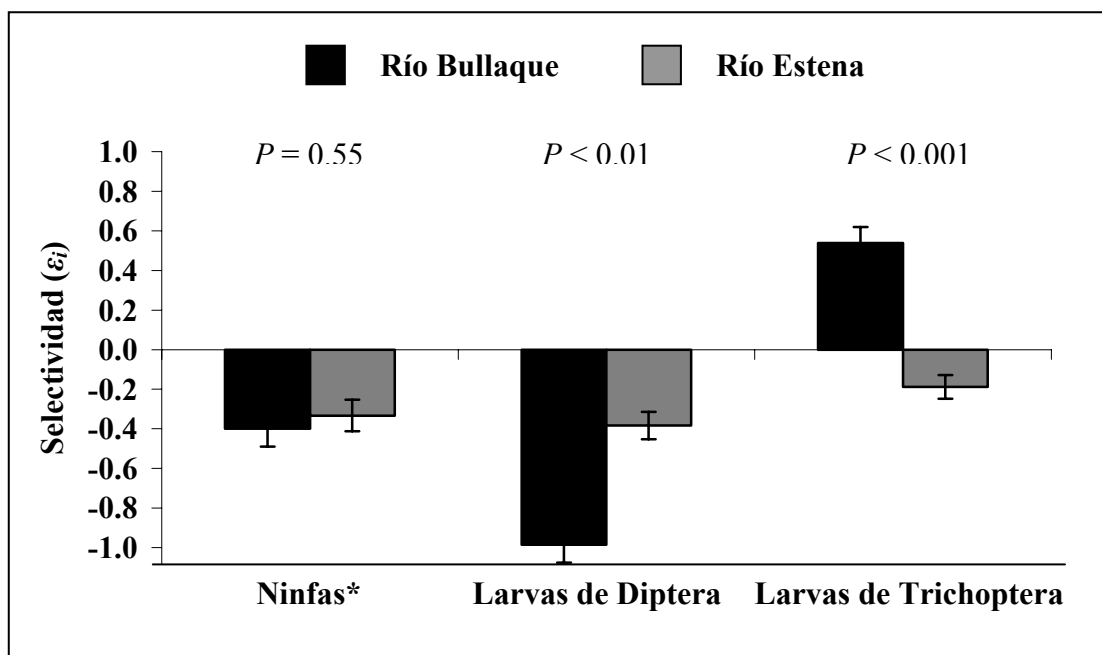


Fig. 7. Índice de selectividad (ϵ_i) para las tres principales presas bentónicas del Pez Sol en los ríos muestreados. *Ephemeroptera y Plecoptera.

3.4. Hábitos alimentarios y condición corporal del Blacbás



Blacbás *Micropterus salmoides*

La muestra de Blacbás procedente del río Bullaque presentó una longitud furcal media (54 ± 5.0 , rango 20-127) inferior a la del área nativa (140 ± 9.2 , rango 50-477) ($F_{1,137} = 41.16$, $P < 0.001$). El modelo de regresión lineal [$\ln(\text{peso eviscerado}) = -11.36 + 3.01 \ln(\text{longitud furcal})$] para los Blacbases introducidos y los nativos de pequeño tamaño (<130 mm) fue altamente significativo ($r^2 = 0.99$, $F_{1,103} = 12860.64$, $P < 0.001$). El índice de residuos para la muestra del río Bullaque (0.064 ± 0.020) fue significativamente superior que el de la procedente del área nativa (-0.052 ± 0.014) ($F_{1,103} = 22.94$, $P < 0.001$). El modelo de regresión lineal teniendo en cuenta los individuos nativos totales [$\ln(\text{peso eviscerado}) = -11.49 + 3.04 \ln(\text{longitud furcal})$] también fue altamente significativo ($r^2 = 0.99$, $F_{1,137} = 42511.95$, $P < 0.001$). En este caso, el índice de condición volvió a ser inferior para la muestra nativa (-0.007 ± 0.013) ($F_{1,137} = 9.45$, $P < 0.01$).

Los peces procedentes del río Bullaque presentaron una frecuencia de estómagos vacíos menor (19.14%) que los del área nativa para los individuos pequeños (41.38%) ($\chi^2 = 4.97$, $P < 0.05$) y para los totales (45.65%) ($\chi^2 = 8.30$, $P < 0.01$). En Cabañeros, las ninfas de Ephemeroptera y Plecoptera fueron las presas más comunes en la dieta del Blacbás, seguidas por las larvas de Diptera y las ninfas de Odonata. Los crustáceos planctónicos (Cladocera y Copepoda) también mostraron alta ocurrencia en la dieta. La frecuencia numérica de las ninfas de Ephemeroptera y Plecoptera fue la más elevada, seguida por los crustáceos planctónicos y las larvas de Diptera, representando las categorías restantes menos del 10%. Las ninfas fueron las presas más comunes en peso ($>70\%$), seguidas por los peces ($>20\%$) y la Gambusia ($>10\%$) (Tabla 9a).

En el caso de los Blacbases nativos, los peces tuvieron la ocurrencia más alta en la dieta. Otra categoría importante fueron los crustáceos planctónicos, los Heteroptera de la familia Gerridae y las larvas de Diptera, así como las ninfas de Odonata para el

grupo de talla superior. Los Heteroptera, los crustáceos planctónicos y algunas categorías de peces fueron las presas más importantes en número. Los peces supusieron alrededor del 90% de la biomasa ingerida, seguidos por los Heteroptera y la categoría de insectos voladores (Lepidoptera e Hymenoptera), dependiendo del grupo de tamaño (Tabla 9b).

Tabla 9a. Dieta del Blacbás en el río Bullaque (rango 20-127 mm). *Ephemeroptera o Plecoptera.

| Categoría de alimento | %F | %N | %P |
|------------------------------|-----------|-----------|-----------|
| Restos vegetales | 13.16 | | 0.74 |
| Oligochaeta | 2.63 | 0.22 | 0.28 |
| Acari | 2.63 | 0.22 | 0.01 |
| Cladocera y Copepoda | 39.47 | 21.70 | 0.34 |
| Insecta | | | |
| Ninfas indeterminadas* | 94.74 | 51.30 | 24.80 |
| Odonata (ninfas) | 44.74 | 2.38 | 47.71 |
| Heteroptera | 12.36 | 0.97 | 1.15 |
| Hymenoptera | 5.26 | 0.22 | 0.30 |
| Coleoptera (adultos) | 6.15 | 0.43 | 0.42 |
| Trichoptera (larvas) | 7.89 | 0.43 | 0.03 |
| Diptera (larvas) | 86.84 | 21.60 | 3.98 |
| Peces | | | |
| <i>Cobitis paludica</i> | 2.63 | 0.10 | 7.93 |
| <i>Gambusia holbrooki</i> | 5.26 | 0.43 | 12.32 |

Tabla 9b. Dieta del Blacbás en río Savannah. Se indican dos grupos de talla.

*Ephemeroptera o Plecoptera.

| Categoría de alimento | < 130 mm | | | > 130 mm | | |
|------------------------|----------|-------|-------|----------|-------|-------|
| | %F | %N | %P | %F | %N | %P |
| Cladocera y Copepoda | 38.46 | 13.17 | 0.06 | 37.50 | 29.69 | <0.01 |
| Insecta | | | | | | |
| Odonata (ninfas) | 7.69 | 1.23 | 1.03 | 31.25 | 4.69 | 0.42 |
| Ninfas indeterminadas* | 2.56 | 0.41 | 0.01 | - | - | - |
| Heteroptera (Gerridae) | 23.08 | 64.61 | 11.53 | 31.25 | 7.81 | 0.04 |
| Lepidoptera | | | | 2.25 | 0.54 | 0.66 |
| Hymenoptera | | | | 5.17 | 1.02 | 4.88 |
| Diptera (larvas) | 20.51 | 8.64 | 0.11 | 43.75 | 6.25 | 0.04 |
| Peces | | | | | | |
| Clupeidae | - | - | - | 12.50 | 6.25 | 20.48 |
| Cyprinidae | 5.13 | 0.82 | 9.18 | 12.50 | 9.38 | 16.52 |
| Poeciliidae | 2.56 | 0.41 | 0.83 | - | - | - |
| Centrarchidae | 12.82 | 2.47 | 25.75 | 18.75 | 15.63 | 9.21 |
| Percidae | 2.56 | 0.41 | 4.19 | 12.50 | 4.69 | 5.16 |
| Peces no identificados | 48.72 | 7.82 | 47.30 | 56.25 | 14.05 | 42.59 |

La importancia relativa de las diferentes categorías de alimento como biomasa ingerida fue altamente dependiente del tamaño del pez y del área de estudio (Fig. 8). En el río Bullaque, las presas más importantes fueron las ninfas de insectos. Los crustáceos planctónicos tuvieron poca importancia, aunque se pudo observar un leve descenso con el aumento del tamaño de los individuos. La categoría de peces aumentó con la longitud furcal y estas presas alcanzaron una importancia considerable para el mayor intervalo de tamaño. En el caso de la muestra procedente de Norteamérica, los peces fueron las presas que más contribuyeron a la biomasa ingerida, superando el 90% para los individuos de mayor tamaño. Los insectos adultos tuvieron relativa importancia para el intervalo de talla más pequeño. Las restantes categorías de presas fueron, en conjunto, inferiores al 2% para cada intervalo de longitud.

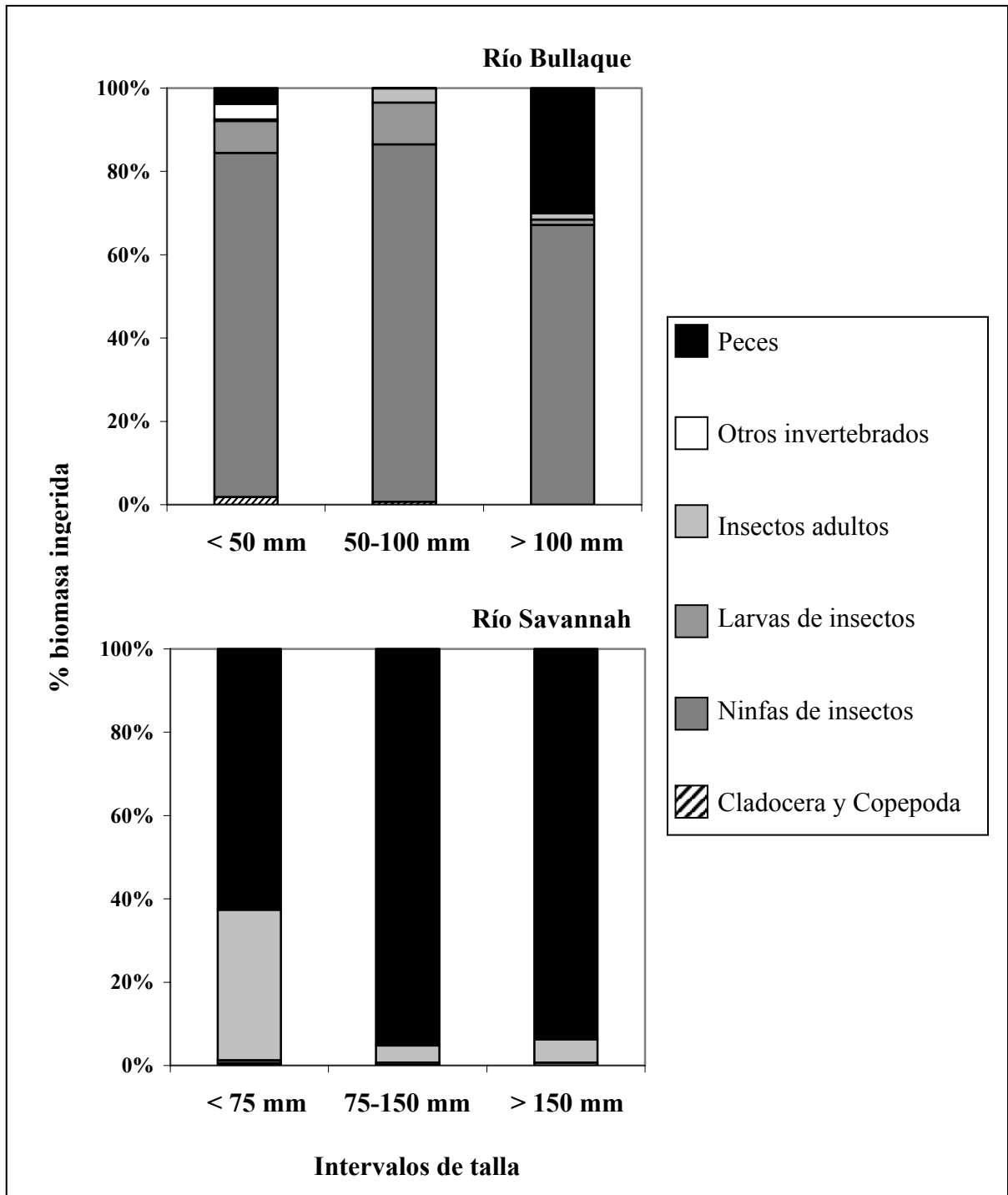


Fig. 8. Porcentaje de biomasa ingerida para diferentes categorías de alimento en la dieta del Blacbás. Se muestran los resultados para cada río muestreado y por intervalos de tallas.

La diversidad en la dieta de los Blacbases <130 mm mostró una gran dependencia del tamaño corporal ($r^2 = 0.19$, $F_{1,69} = 12.64$, $P < 0.001$), disminuyendo el índice de diversidad al aumentar la talla. Para este rango de longitud, la muestra procedente del río Bullaque (1.13 ± 0.07) presentó una diversidad trófica significativamente superior a la del área nativa (0.12 ± 0.06) ($F_{1,69} = 137.27$, $P < 0.001$). Este índice también disminuyó con el tamaño corporal teniendo en cuenta los individuos totales ($r^2 = 0.11$, $F_{1,85} = 6.89$, $P < 0.05$). Para todos los individuos, la diversidad trófica fue también más elevada en Cabañeros (1.13 ± 0.07) respecto a la de la distribución original (0.13 ± 0.05) ($F_{1,85} = 130.31$, $P < 0.001$).

3.5. Hábitos alimentarios de la Nutria



Excrementos de Nutria *Lutra lutra*

La abundancia estacional de la Nutria expresada en grupos fecales por 100 m de río difirió entre ríos ($F_{3,136} = 3.19$, $P < 0.05$) (Fig. 9). La Nutria presentó mayor actividad en el río Bullaque durante la primavera ($F_{1,34} = 4.94$, $P < 0.05$) y, sobre todo en verano ($F_{1,34} = 11.17$, $P < 0.01$).

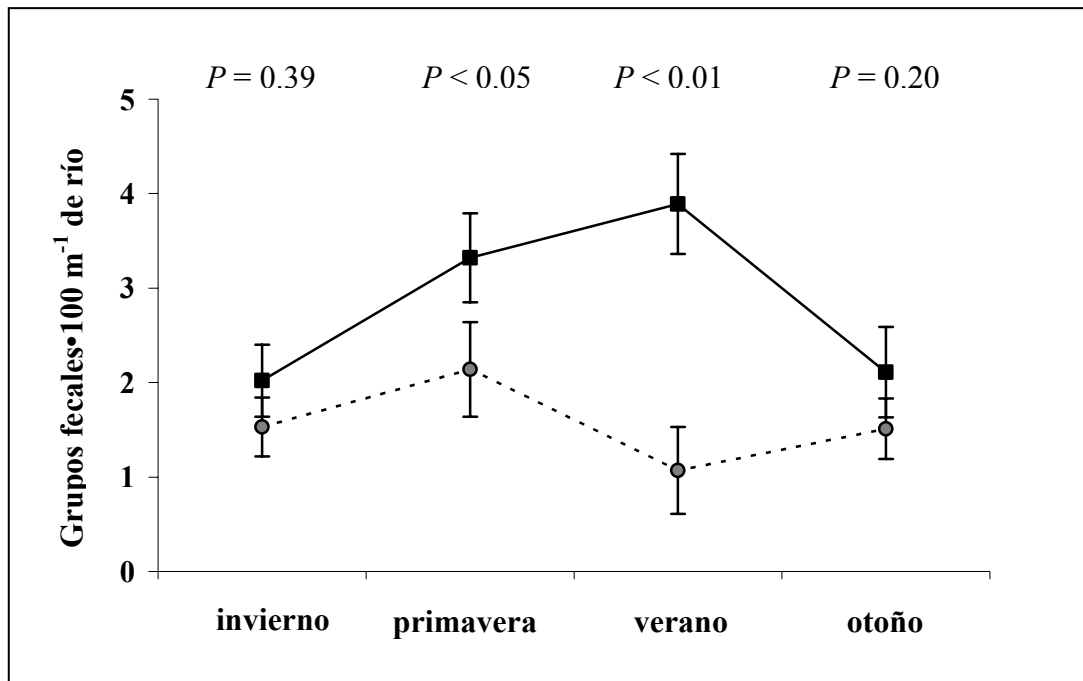


Fig. 9. Variación estacional de la abundancia de la Nutria en los ríos Bullaque (cuadrados) y Estena (círculos).

La dieta de la Nutria en los ríos muestreados en Cabañeros aparece desglosada en las Tablas 10a y 10b. Los invertebrados no Crustacea fueron frecuentes en la dieta, aunque no contribuyeron mucho a la biomasa ingerida en ambos ríos. El alimento de origen vegetal tampoco supuso un porcentaje en peso importante, aunque fue bastante frecuente. Los frutos de la familia Labiatae tuvieron una ocurrencia muy superior en el río Estena. La presa más importante fue el Cangrejo Rojo Americano, seguido por el grupo del Calandino, que llegó a superar numéricamente al Cangrejo Rojo en el río

Estena. El resto de peces contribuyeron más a la dieta de la Nutria en el río Bullaque, correspondiendo el mayor porcentaje de peso al Blacbás. La importancia de la categoría Anura y Ophidia fue mayor en el río Estena. También en este río fue superior la biomasa ingerida de Aves.

Tabla 10a. Dieta de la Nutria en el río Bullaque. *Sq.-An.*: *Squalius alburnoides*, *Squalius pyrenaicus* y *Anaocypris hispanica*; *Ps.-Ib.*: *Pseudochondrostoma willkommii* e *Iberochondrostoma lemmingii*.

| Categoría de alimento | %F | %N | %P |
|-----------------------------------|-------|-------|-------|
| Frutos de <i>Rubus ulmifolius</i> | 32.45 | 3.66 | 1.08 |
| Frutos de Labiatae | 12.87 | 1.45 | 0.54 |
| Otros invertebrados | | | |
| Pulmonata terrestres | 7.43 | 1.01 | 0.98 |
| <i>Procambarus clarkii</i> | 97.22 | 35.72 | 42.23 |
| Araneae | 9.43 | 1.20 | 0.21 |
| Insecta | | | |
| Anisoptera | 12.85 | 1.88 | 0.05 |
| Orthoptera | 5.10 | 0.79 | 0.14 |
| Coleoptera acuáticos | 16.29 | 2.27 | 0.28 |
| Coleoptera terrestres | 8.83 | 1.79 | 0.49 |
| Peces | | | |
| <i>Luciobarbus</i> spp. | 14.47 | 1.99 | 2.85 |
| <i>Sq.-An.</i> | 71.59 | 25.95 | 12.27 |
| <i>Ps.-Ib.</i> | 39.74 | 7.02 | 7.76 |
| <i>Cobitis paludica</i> | 35.88 | 5.32 | 2.72 |
| <i>Gambusia holbrooki</i> | 7.94 | 1.06 | 0.35 |
| <i>Lepomis gibbosus</i> | 27.80 | 3.81 | 2.96 |
| <i>Micropterus salmoides</i> | 21.17 | 2.74 | 13.43 |
| Otros vertebrados | | | |
| Anura | 6.70 | 0.44 | 1.19 |
| Squamata (familia Lacertidae) | 4.38 | 0.48 | 1.58 |
| Ophidia (familia Colubridae) | 3.89 | 0.46 | 3.67 |
| Aves (familia Rallidae) | 5.56 | 0.69 | 2.69 |
| Mammalia | 2.11 | 0.27 | 2.53 |

Tabla 10b. Dieta de la Nutria en el río Estena. *Sq.-An.*: *Squalius alburnoides*, *Squalius pyrenaicus* y *Anaocypris hispanica*; *Ps.-Ib.*: *Pseudochondrostoma willkommii* e *Iberochondrostoma lemmingii*.

| Categoría de alimento | %F | %N | %P |
|-----------------------------------|-----------|-----------|-----------|
| Frutos de <i>Rubus ulmifolius</i> | 32.09 | 4.21 | 2.97 |
| Frutos de Labiatae | 26.84 | 3.41 | 0.38 |
| Otros invertebrados | | | |
| Pulmonata terrestres | 9.96 | 1.65 | 0.76 |
| <i>Procambarus clarkii</i> | 93.33 | 33.00 | 31.39 |
| Araneae | 2.50 | 0.40 | 0.07 |
| Insecta | | | |
| Anisoptera | 5.26 | 0.80 | 0.47 |
| Orthoptera | 4.70 | 0.88 | 0.24 |
| Coleoptera acuáticos | 4.70 | 0.57 | 0.15 |
| Coleoptera terrestres | 8.69 | 1.51 | 0.87 |
| Peces | | | |
| <i>Luciobarbus</i> spp. | 6.92 | 1.07 | 0.89 |
| <i>Sq.-An.</i> | 88.72 | 37.60 | 21.84 |
| <i>Ps.-Ib.</i> | 23.57 | 4.95 | 6.25 |
| <i>Cobitis paludica</i> | 11.62 | 2.22 | 1.33 |
| <i>Gambusia holbrooki</i> | 5.77 | 1.06 | 0.10 |
| <i>Lepomis gibbosus</i> | 6.37 | 1.11 | 1.45 |
| <i>Micropterus salmoides</i> | 4.44 | 1.12 | 6.59 |
| Otros vertebrados | | | |
| Anura | 10.79 | 1.51 | 4.03 |
| Squamata (familia Lacertidae) | 4.70 | 0.57 | 1.08 |
| Ophidia (familia Colubridae) | 8.59 | 1.34 | 9.87 |
| Aves (familia Rallidae) | 5.28 | 0.71 | 7.84 |
| Mammalia | 1.67 | 0.31 | 1.43 |

El porcentaje de biomasa ingerida varió considerablemente entre estaciones y ríos (Fig. 10). El Cangrejo Rojo superó el 50% en peso durante el verano en el río Bullaque y durante la primavera en el río Estena. Esta presa contribuyó más a la dieta de la Nutria en el río Bullaque. El Pez Sol y, sobre todo, el Blacbás fueron presas más importantes en el río Bullaque, mientras que el grupo del Calandino y otros vertebrados

lo fueron en el río Estena, particularmente en invierno. Los frutos sólo fueron importantes en primavera y verano, sobre todo en el río Estena.

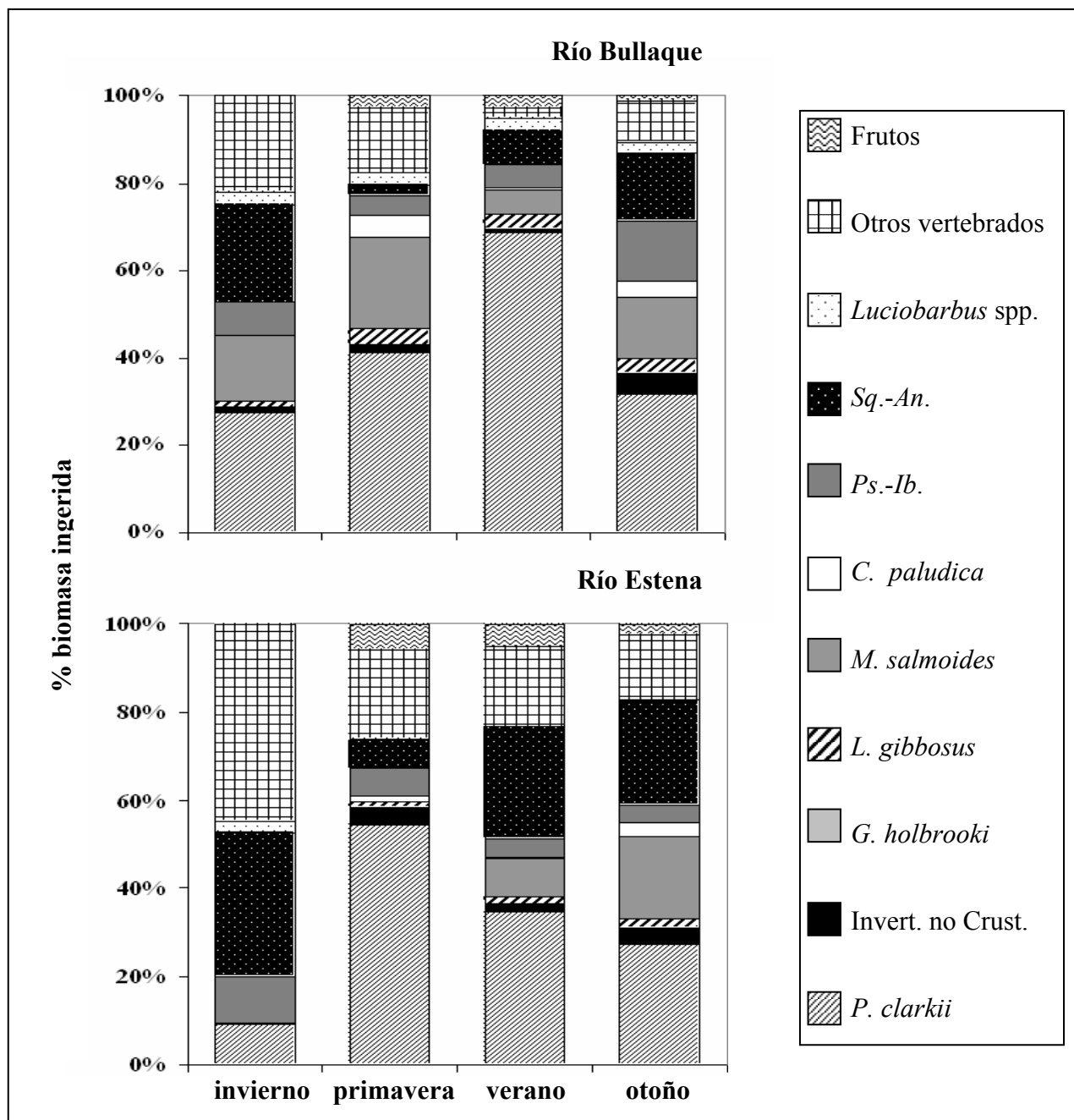


Fig. 10. Porcentaje de biomasa ingerida para diferentes categorías de alimento en la dieta de la Nutria. Se muestran los resultados estacionales para cada río muestreado. *Sq.-An.*: *Squalius alburnoides*, *Squalius pyrenaicus* y *Anaecypris hispanica*; *Ps.-Ib.*: *Pseudochondrostoma willkommii* e *Iberochondrostoma lemmingii*; Invert. no Crust.: Invertebrados no Crustacea.

El patrón de variación estacional en la diversidad trófica fue significativamente diferente entre ríos ($F_{3,330} = 2.68$, $P < 0.05$) (Fig. 11). Se encontraron diferencias significativas durante el invierno ($F_{1,73} = 4.74$, $P < 0.05$) y muy significativas ($F_{1,87} = 10.75$, $P < 0.01$) en primavera, siendo el índice siempre inferior en el río Estena.

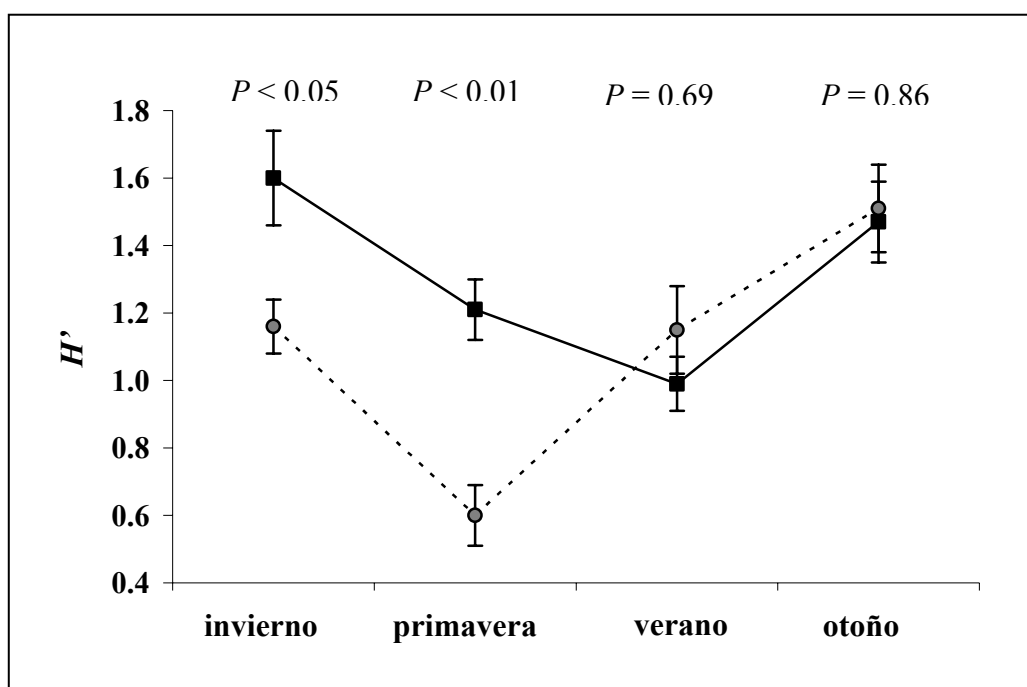


Fig. 11. Variación estacional de la diversidad trófica de la Nutria en los ríos Bullaque (cuadrados) y Estena (círculos).

Los índices de selectividad para el grupo de Barbos, la Gambusia y el Cangrejo Rojo fueron los más negativos. El grupo de la Pardilla y el Blacbás presentaron valores positivos. Se encontraron diferencias significativas entre ríos para el grupo del Calandino ($F_{1,100} = 5.65$, $P < 0.05$), la Pardilla ($F_{1,100} = 9.57$, $P < 0.01$), la Colmilleja ($F_{1,100} = 4.64$, $P < 0.05$) y el Blacbás ($F_{1,100} = 8.80$, $P < 0.01$), siendo los índices siempre superiores en el río Estena (Fig. 12).

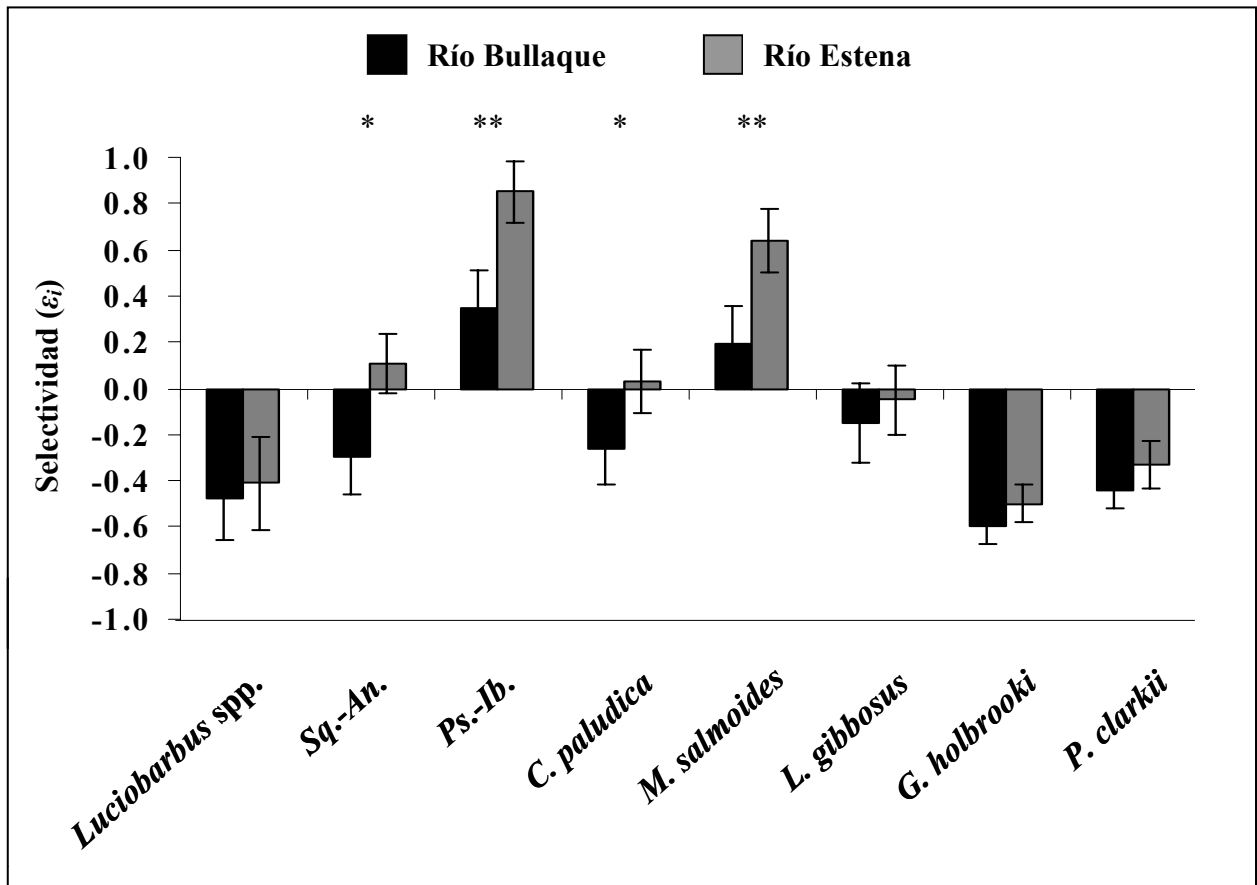


Fig. 12. Índice de selectividad (ϵ_i) de la Nutria para los peces y el Cangrejo Rojo en los ríos muestreados. *Sq.-An.*: *Squalius alburnoides*, *Squalius pyrenaicus* y *Anaocypris hispanica*; *Ps.-Ib.*: *Pseudochondrostoma. willkommii* e *Iberochondrostoma lemmingii*. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

Los resultados comparados de la dieta de la Nutria en la década de 1970 y en el momento actual muestran bastantes categorías de alimento que no se encuentran en uno u otro momento. Las categorías que han aparecido con posterioridad a la década de 1970 son los frutos, el Cangrejo Rojo Americano y el Pez Sol. Las categorías que ya no se han encontrado en el estudio de Cabañeros son el Pez Fraile *Salaria fluviatilis*, el Lucio *Esox lucius* y el Galápago Leproso *Mauremys leprosa* (Schweigger) (Tabla 11). En la década de 1970, la proporción más importante como biomasa ingerida eran los peces, particularmente el grupo del Calandino. Actualmente, los peces autóctonos han disminuido considerablemente su importancia como presas y sólo superan al Cangrejo

Rojo en invierno. El Blacbás era una especie exótica consumida en baja proporción, pero ahora ha aumentado su importancia en la dieta. La contribución de la categoría Anura ha disminuido actualmente en la dieta de la Nutria (Tabla 11).

Tabla 11. Porcentaje de biomasa para diferentes categorías de alimento en la dieta de la Nutria. Se muestran los resultados estacionales para cada periodo de estudio. *Sq.-An.*: *Squalius alburnoides*, *S. pyrenaicus* y *Anaocypris hispanica*; *Ps.-Ib.*: *Pseudochondrostoma willkommii* e *Iberochondrostoma lemmingii*; Invert. no Crust.: Invertebrados no Crustacea.

| | invierno | | primavera | | verano | | otoño | |
|------------------------------|--------------|---------------|--------------|---------------|--------------|---------------|--------------|---------------|
| Categoría de alimento | 1970s | Actual | 1970s | Actual | 1970s | Actual | 1970s | Actual |
| Frutos | - | - | - | 3.14 | - | 3.06 | - | 1.52 |
| Invert. no Crust. | 0.26 | 1.71 | 1.07 | 2.41 | 1.91 | 1.05 | 0.60 | 4.28 |
| <i>Procambarus clarkii</i> | - | 23.05 | - | 48.76 | - | 55.56 | - | 29.27 |
| Peces | | | | | | | | |
| <i>Luciobarbus</i> spp. | 5.47 | 3.73 | 2.43 | 1.52 | 5.50 | 1.05 | 1.80 | 1.38 |
| <i>Sq.-An.</i> | 72.95 | 27.24 | 32.07 | 5.17 | 32.84 | 16.00 | 71.66 | 19.26 |
| <i>Ps.-Ib.</i> | 11.67 | 10.84 | 11.68 | 4.73 | 12.51 | 5.11 | 13.30 | 9.19 |
| <i>Cobitis paludica</i> | 1.52 | 0.05 | 2.05 | 3.37 | 0.76 | 0.53 | 0.10 | 3.87 |
| <i>Esox lucius</i> | - | - | 1.06 | - | 8.79 | - | - | - |
| <i>Gambusia holbrooki</i> | - | - | 0.13 | 0.39 | 0.19 | 0.04 | - | - |
| <i>Lepomis gibbosus</i> | - | 0.86 | - | 2.38 | - | 2.79 | - | 3.03 |
| <i>Micropterus salmoides</i> | - | 7.64 | - | 11.76 | 1.10 | 6.12 | - | 14.41 |
| <i>Salapia fluviatilis</i> | 0.04 | - | - | - | 0.11 | - | 0.04 | - |
| Otros vertebrados | | | | | | | | |
| Anura | 6.41 | 2.62 | 24.08 | 4.15 | 11.14 | 2.17 | 5.60 | 1.64 |
| <i>Mauremys leprosa</i> | - | - | 0.62 | - | - | - | - | - |
| Lacertidae | - | - | - | 2.53 | - | 0.95 | 0.40 | 0.08 |
| Colubridae | 0.59 | 11.14 | 23.75 | 5.94 | 19.97 | 1.43 | 3.50 | 7.39 |
| Aves | 1.09 | 11.12 | 1.06 | 3.32 | 4.90 | 4.14 | 3.00 | 1.26 |
| Mammalia | - | - | - | 0.43 | 0.28 | - | - | 3.42 |

4. Discusión

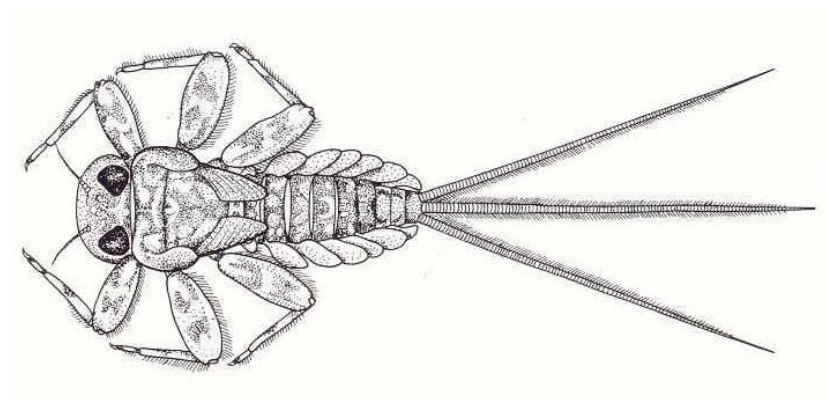


Río Estena en mayo de 2005



Río Estena en septiembre de 2005

4.1. Comunidades de macroinvertebrados bentónicos



Ninfa de *Ecdyonurus* (Ephemeroptera, Heptageniidae)

Un patrón de variación estacional similar al descrito en el río Bullaque para la abundancia y riqueza de macroinvertebrados bentónicos fue descrito por Boyero et al. (2005) en el río Lozoya, donde se estudiaron diferentes tramos aguas abajo de varias presas. Probablemente, un flujo ininterrumpido durante el verano, junto con el aumento de la tasa metabólica propiciado por la mayor temperatura en ese periodo serían responsables de los incrementos observados en los diferentes parámetros poblacionales, lo que también es común en invertebrados de ríos sometidos al clima eurosiberiano (González et al. 2001). Además, es posible que los taxones más oportunistas se reproduzcan y desarrollen con mayor éxito bajo las condiciones que ofrecen los ríos mediterráneos regulados. Así, organismos responsables de fuertes explosiones demográficas como los Díptera de la familia Simuliidae (Palmer & O’Keeffe 1995), cuyas larvas son filtradoras pasivas, tendrían más dificultades para alimentarse en un hábitat léntico (Gasith & Resh 1999; Boyero et al. 2005) como el que predomina en el río Estena durante el verano.

Otro factor a tener en cuenta podría ser el exceso de nutrientes en el medio. Ortiz et al. (2005) observaron un descenso brusco en la abundancia y la riqueza de las comunidades de macroinvertebrados durante el verano aguas abajo de una planta de tratamiento de aguas residuales. Este hecho estuvo relacionado con un gran aporte de materia orgánica que provocó un brusco descenso del oxígeno disuelto. El único río sometido a este tipo de contaminación en el Parque de Cabañeros sería el Bullaque, donde se observó un incremento de abundancias y riqueza taxonómica. Estos resultados contradictorios seguramente sean debidos a que la regulación del caudal en el río Bullaque mantiene el agua en movimiento durante el verano y, por tanto evita una disminución acusada de oxígeno. De esta manera, el posible enriquecimiento en

nutrientes derivados de la actividad agrícola provocaría un incremento neto en los recursos tróficos a lo largo de la cadena alimentaria en este curso.

Por otra parte, las fluctuaciones en la riqueza taxonómica del río Estena podrían estar relacionadas con la detección durante el otoño de formas juveniles procedentes del periodo reproductor primaveral que pasan el invierno como estadios inmaduros. Posteriormente en la primavera se produce la emergencia y la reproducción, dejando formas resistentes al periodo restrictivo estival (por ejemplo, huevos) y, en consecuencia, se produce una disminución en la riqueza estimada. Estas estrategias vitales son comunes en invertebrados que habitan cursos mediterráneos poco intervenidos (Gasith & Resh 1999). Teniendo en cuenta los resultados relativos a la riqueza, la escasa fluctuación observada en la abundancia de macroinvertebrados bentónicos a lo largo del año en el río Estena demuestra que los taxones que persisten a las crecidas invernales o al estrés hídrico estival ocupan el espacio que dejan libres los organismos más sensibles en cada momento. En este sentido, Suren & Jowett (2006) demostraron que amplias fluctuaciones en el caudal a lo largo del año condicionan la abundancia de los macroinvertebrados, de forma más importante que los cambios estacionales relacionados con sus ciclos reproductivos. Este hecho pone de manifiesto que las especies de macroinvertebrados bentónicos en el río Estena están especialmente adaptadas a la mayor variabilidad ambiental de los cursos temporales mediterráneos, ajustándose los diferentes elementos de estas comunidades biológicas según los condicionantes climáticos. Esto también da lugar a un alto grado de endemidad de las poblaciones peninsulares mediterráneas (Gasith & Resh 1999).

Lind et al. (2006) analizaron la variación de la similitud entre comunidades de macroinvertebrados sometidos a distintos regímenes hídricos y constataron la importancia de utilizar la escala de microhábitat para revelar diferencias sutiles que a

mayor escala serían difícilmente detectables. En el presente trabajo también hemos adoptado esta escala de análisis, registrando la mayor distancia entre comunidades durante el verano, momento en que las diferencias de caudal entre ríos fueron más acusadas. Chester & Norris (2006) constataron cómo los cambios en la composición de estas comunidades debidos a la regulación del caudal tenían efectos sobre el resto del ecosistema alterando la red trófica existente. De hecho, la alteración del flujo natural probablemente fue el principal responsable de que se mantuviesen diferencias en las relaciones tróficas de los macroinvertebrados bentónicos para cada río estudiado a lo largo de todo el año. Así, los grupos depredadores en el río Bullaque tendrían mayor presencia durante la primavera en relación con la actividad de emergencias y puestas, mientras que en el río Estena aprovecharían la restricción de la fauna acuática en las charcas temporales durante la sequía estival (Gasith & Resh 1999).

En el río Bullaque, la alimentación filtradora tuvo mucha importancia en verano, debido seguramente a la elevada abundancia de larvas de Simuliidae y de especies de Trichoptera con este tipo de alimentación (ver apéndice IIc). La filtración en el río Estena estaría muy restringida como consecuencia de la alternancia estacional entre crecidas y escasa corriente. En su lugar, aparecen los grupos colectores, sobre todo en verano y otoño para alimentarse del sedimento depositado durante el periodo de menor velocidad del agua. En el río Bullaque, los organismos trituradores fueron proporcionalmente más abundantes durante el otoño, coincidiendo con la caída de las hojas. La distribución estacional más irregular de estos taxones en el río Estena reflejaría un mayor oportunismo en el aprovechamiento de los recursos disponibles. Las diferentes características hidrológicas entre ríos también tuvieron influencia en la estrategia reproductora de los macroinvertebrados bentónicos. De esta manera, la mayor proporción de taxones multivoltinos en el río Estena podría responder a una situación

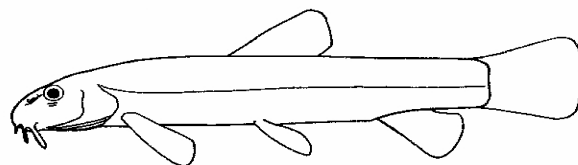
ambiental menos predecible en el ciclo anual, con variaciones amplias de caudal que supondrían un estrés reproductor, por lo que estarían mejor adaptadas las especies con varias generaciones al año que asegurarían un reclutamiento eficaz para la población. Mientras, en el río Bullaque, las condiciones de estabilidad hídrica permiten una mayor presencia de grupos que necesitan un año o más para completar el ciclo (ver apéndices).

Brooks et al. (2005) demostraron que las condiciones hidráulicas del microhábitat físico cerca del fondo (velocidad, profundidad y rugosidad del sustrato) tenían un papel clave en la distribución espacial de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos. Estas mismas variables fueron importantes predictores de la abundancia de macroinvertebrados en el presente estudio. Aparte de un recurso trófico, la vegetación sumergida es utilizada como elemento de soporte para los invertebrados (Suren & Winterbourn 1992; Lakly & McArthur 2000), por lo que también es conveniente incluirla en estudios de hábitat físico. En el presente trabajo, este factor sólo tuvo importancia en el río Bullaque, probablemente debido a que las características del río Estena no permiten un gran desarrollo de la vegetación acuática, mientras que en el río Bullaque esta vegetación es más abundante, con presencia de Nenúfar Amarillo y Nenúfar Blanco *Nymphaea alba* L.

La velocidad de la corriente es uno de los factores más influyentes en la distribución de las comunidades bentónicas (Fjellheim 1996; Jowett 2003), de manera que la selección de mayores profundidades o determinados sustratos que actúen como refugio puede ser la respuesta ante este tipo de estrés ambiental (Imbert & Perry 2000). Mérigoux & Dolédec (2004) describieron la variación estacional en la preferencia del hábitat de los invertebrados de acuerdo a las condiciones del caudal en un río de características mediterráneas. En el río Estena también fue observada tal relación. En concreto, las comunidades de macroinvertebrados evitaban la exposición a fuertes

corrientes en época de crecidas buscando refugios más profundos cerca de la orilla, mientras que seleccionaban zonas superficiales más oxigenadas por el movimiento del agua en periodos cálidos. Por otra parte, la dinámica fluvial en el río Bullaque da lugar a que la selección del hábitat sea muy diferente de la que correspondería a un curso de tipo mediterráneo.

4.2. Comunidades de peces y Cangrejo Rojo Americano



Colmilleja *Cobitis paludica*

Todas las especies de peces autóctonas encontradas en los muestreos cuantitativos en el Parque Nacional de Cabañeros son además endémicas de la península Ibérica. Algunas de ellas prácticamente sólo aparecen en la cuenca del río Guadiana y están muy amenazadas como son los casos del Jarabugo y del Barbo Cabecicorto (sólo capturados en el río Estena).

Los parámetros de densidad y biomasa de peces autóctonos difirieron entre los tramos muestreados cuantitativamente de ambos ríos en los casos de la Pardilla y del Cacho. Quizá esto representa distintas respuestas específico-dependientes ante las perturbaciones ambientales que presentan los ríos de Cabañeros. Así, las comunidades nativas de peces podrían reajustarse para compensar las fluctuaciones en estas dos poblaciones que ocupan un nicho trófico similar, alimentándose en la columna de agua (Doadrio 2002).

El río Bullaque presenta una grave alteración debida a la presencia aguas arriba del embalse de Torre de Abraham, no sólo por el cambio de su dinámica fluvial, sino también por la aparición de especies de peces exóticas que suelen ser introducidas en estos ambientes artificiales, lo que determina gran parte de su éxito invasor (Elvira 1995b; Moyle & Light 1996). Los embalses suponen una fuente de individuos hacia aguas abajo del río. Godinho et al. (1998) destacaron la importancia de los embalses para la continuidad de poblaciones de peces exóticos en cuencas portuguesas. Esto está acorde con la actual situación de las especies exóticas de peces en el río Bullaque. En cuanto al río Estena, a pesar de encontrarse mejor conservado desde el punto de vista faunístico, teniendo en cuenta la mayor riqueza y diversidad de peces endémicos, también está influenciado por el embalse de Cíjara, situado 25 km aguas abajo del área protegida, lo que permite a algunas especies exóticas remontar hasta el Parque Nacional de Cabañeros. Además, la gran abundancia de Cangrejo Rojo hizo que la diversidad en

ambos ríos se redujese considerablemente. La densidad de esta especie fue mayor en el río Estena, donde en ausencia de peces exóticos, el Cangrejo Rojo Americano puede utilizar los recursos disponibles en detrimento de los peces autóctonos, que se ven desplazados ante el fuerte carácter invasor de este crustáceo, particularmente en estos ríos mediterráneos temporales (Ilhéu et al. 2007).

Godinho & Ferreira (2000) describieron un patrón de variación espacial en comunidades de peces relacionado con la regulación de caudales y la presencia de especies exóticas. Nuestros resultados fueron similares, puesto que por un lado, los tramos con mayor abundancia de peces exóticos albergan individuos de peces endémicos con mayores tallas, mientras que los tramos donde las especies introducidas son más escasas, los peces endémicos tienen un tamaño medio inferior. Esto puede ser debido a que la fauna de peces endémicos de la península Ibérica utiliza los afluentes para frezar en sustratos de grava (Godinho & Ferreira 1998a), caso típico de los barbos con fuerte carácter potamodromo (Doadrio 2002). El río Estena presenta unas condiciones más propicias para la reproducción y el reclutamiento de las especies endémicas adaptadas a esa dinámica fluvial mediterránea, mientras que sólo los individuos más grandes de las especies exóticas estudiadas tienen la capacidad dispersiva suficiente como para llegar a esos tramos altos del río Estena. La situación inversa se daría en el río Bullaque, donde las poblaciones de peces alóctonos podrían ser reforzadas con los individuos procedentes de la reproducción aguas arriba en el embalse.

Godinho et al. (1998) observaron el importante efecto que tiene la temperatura sobre las comunidades de peces ibéricos, ya que éste es un factor altamente limitante en ecosistemas acuáticos mediterráneos durante el verano, probablemente en relación con la disminución de oxígeno disuelto (Fernández-Turiel et al. 2003). Dos especies

endémicas, la Pardilla y el Calandino, mostraron su asociación con esta variable en el presente estudio.

Un factor biótico determinante de comunidades nativas de peces en la península Ibérica es la abundancia de Blacbás (Godinho & Ferreira 2000). Esto se explica porque las especies endémicas han evolucionado en ausencia de especialistas piscívoros en su reciente historia evolutiva y son especialmente vulnerables frente a este tipo de depredadores (Brown & Moyle 1991). La Colmilleja fue la única especie nativa que no presentó correlación negativa con el Blacbás. Esto podría responder a la mayor vulnerabilidad de los peces con hábitos nectónicos frente a un depredador visual como éste (Grossman 1987; Harvey 1991), mientras que la Colmilleja es una especie epibentónica. También fue la única especie autóctona que se asoció de forma positiva con las mayores abundancias de Gambusia y Pez Sol, ya que la Colmilleja seleccionó mesohábitats profundos, requerimientos limnófilos similares a los de esas especies exóticas en su hábitat original. Gambusia y Pez Sol deben interactuar de forma más compleja con los peces autóctonos, ya que su tamaño haría difícil la depredación sobre individuos adultos, aunque Godinho et al. (1997) encontraron restos de peces en la dieta del Pez Sol. Es más probable que sus interacciones se deban más a comportamientos agonistas o de competencia trófica (García-Berthou & Moreno-Amich 2000, Caiola & de Sostoa 2005).

El Cangrejo Rojo presentó correlación negativa con las dos especies endémicas más abundantes, Calandino y Colmilleja, independientemente de la diferente ocupación del hábitat que hacen estos peces, siendo el Calandino de hábitos nectónicos y la Colmilleja bentónica. En su distribución original, el Cangrejo Rojo se encuentra en ambientes pantanosos, donde sus poblaciones están reguladas por numerosos depredadores y otras especies competidoras de cangrejo (Souty-Grosset et al 2006). En

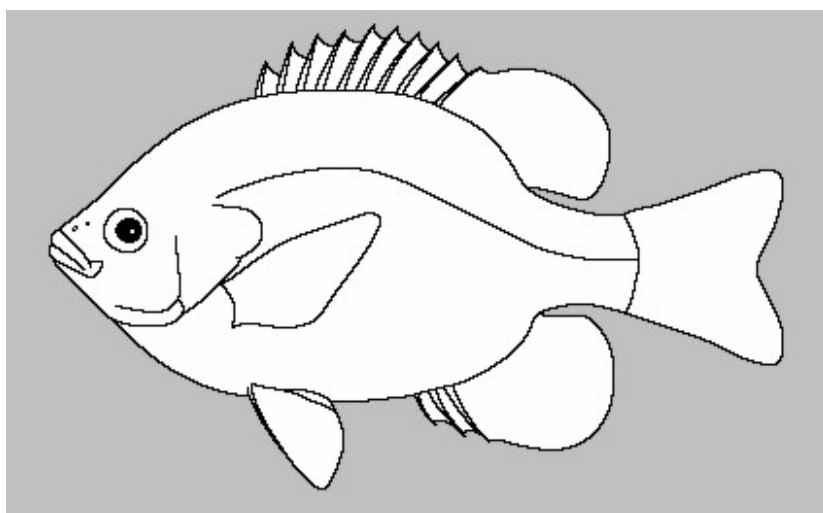
la península Ibérica faltarían especies nativas que llevasen a cabo un control biológico eficaz, por lo que los resultados presentados en este trabajo en cuanto a abundancias muestran una situación muy favorable para esta especie invasora. Además, Seiler & Turner (2004) observaron en el cangrejo de río *Cambarus bartonii* (Fabricius), emparentado con el Cangrejo Rojo Americano, cierta tolerancia ante una merma en la calidad del agua debida a la acidificación, además de una mayor abundancia respecto a medios cercanos a la neutralidad. Estos resultados también fueron observados para el Cangrejo Rojo en el área de estudio, demostrando su gran adaptabilidad al medio, pues ninguna otra especie estudiada presentó asociación con el pH.

Un procedimiento destacable de nuestro estudio fue la estima de abundancias de Cangrejo Rojo mediante pesca eléctrica. Existen pocos trabajos que aborden estudios cuantitativos de poblaciones de cangrejos de río empleando pesca eléctrica, siendo más común el uso de trampas con cebo, cajas-refugio o redes (Harper et al. 2002; Rallo & García-Arberas 2002; Stenroth & Nyström 2003). Alonso (2001) realizó un estudio para comprobar la eficiencia de la pesca eléctrica como método de muestreo en el Cangrejo de Pinzas Blancas *Austropotamobius pallipes* (Lereb.). La capturabilidad media fue del 60%, muy superior a la obtenida en nuestro estudio (29%). Estas diferencias pueden estar relacionadas con las abundancias de los cangrejos en uno u otro estudio. Así, los rangos de densidad estuvieron entre 0.66 y 18.95 ind./m² y los de biomasa entre 2.92 y 129.36 g/m². Estos parámetros fueron inferiores para el Cangrejo Rojo introducido en Cabañeros, que presentó rangos de densidad entre 0.02 y 6.45 ind./m², y de biomasa entre 0.25 y 32.91 g/m². En cualquier caso, la densidad y la biomasa del Cangrejo Rojo Americano son muy elevadas en el Parque, y más concretamente en el río Estena. También es posible que el tipo de curso fluvial tenga influencia sobre los valores de capturabilidad, ya que en el trabajo de Alonso (2001) fueron muestreados pequeños

arroyos de montaña en la cabecera del río Tajo, mientras que los ríos Bullaque y Estena de Cabañeros representan afluentes mayores y de tramos más bajos en la cuenca del Guadiana. Un efecto indeseable de esta técnica para estimar biomasa en cangrejos de río es la alta autotomía de los quelípedos (Alonso 2001). En nuestro estudio también fue observado cierto nivel de autotomía en estos apéndices, aunque fue fácilmente subsanable al adjudicar quelípedos recogidos durante el muestreo a los individuos que carecían de ellos. De esta manera, la técnica de pesca eléctrica, adaptada a las características de estas especies, representa una herramienta de gran eficacia para muestrear poblaciones de cangrejos de río.

El Cangrejo Rojo Americano es la especie exótica que potencialmente puede presentar más problemas para la conservación del ecosistema fluvial de Cabañeros. Entre los riesgos que implica la dispersión de esta especie invasora destacan la alteración de la cadena alimentaria en varios niveles tróficos (Geiger et al. 2005; Cruz et al. 2006) y la pérdida de calidad del hábitat por su efecto sobre la claridad del agua y la vegetación acuática (Angeler et al. 2001; Rodríguez et al. 2005).

4.3. Hábitos alimentarios y condición corporal del Pez Sol



Pez Sol *Lepomis gibbosus*

Godinho & Ferreira (1998a) observaron cómo el Pez Sol seleccionaba condiciones hidrológicas estables en un río ibérico altamente regulado (el río Guadiana), situación que ofrecía un medio léntico adecuado a los requerimientos de esta especie. En el mismo río, Pérez-Bote et al. (2001) encontraron que este pez seleccionaba sustratos de partícula fina con poca vegetación acuática para facilitar la nidificación, donde la velocidad y la profundidad del agua fuesen moderadas. Estas características limnológicas pueden encontrarse actualmente en el río Bullaque aguas abajo de la presa de Torre de Abraham en su recorrido por el Parque Nacional de Cabañeros. Por otro lado, el río Estena presenta una dinámica estacional muy marcada con crecidas en otoño e invierno y disminución de caudal en verano. Este régimen fluvial provoca un descenso en los refugios disponibles para los peces durante la sequía estival, lo que dificultaría la dispersión y colonización del Pez Sol, aunque este hecho no ha impedido su presencia en Cabañeros. De esta manera, las diferencias entre las poblaciones de esta especie en cuanto a abundancia, condición corporal, frecuencia de estómagos vacíos y la diversidad en la dieta podrían estar vinculadas a la mayor disponibilidad trófica (mayor abundancia y riqueza de presas) que presenta el río Bullaque, probablemente como consecuencia de un mayor aporte de nutrientes derivados de la actividad agropecuaria.

Las categorías de presas encontradas en la dieta del Pez Sol fueron similares a las encontradas en su distribución original (Mittelbach 1984; Mittelbach et al. 1992; Osenberg et al. 1992) y en estudios previos realizados en la península Ibérica (Godinho et al. 1997; Godinho & Ferreira 1998b; García-Berthou & Moreno-Amich 2000; Blanco et al. 2003). El consumo de materia vegetal fue previamente citado por García-Berthou & Moreno-Amich (2000) y por Blanco et al. (2003) en lagunas y lagos mediterráneos. Godinho et al. (1997) también encontraron esta categoría en la dieta del Pez Sol en la cuenca del bajo Guadiana (Portugal) durante la estación seca. Sin embargo, queda por

determinar si esta especie realmente consume materia vegetal como complemento a su dieta o si su presencia en los estómagos es sólo el resultado de capturar presas que se refugian entre la vegetación acuática (Mittelbach 1984).

La variación en la dieta con el tamaño del pez se ha relacionado con una partición de los recursos disponibles frente a otras especies del género *Lepomis* (Osenberg et al. 1992; Olson et al. 2003). Mittelbach (1988) mostró cómo el cambio ontogenético en la dieta consistía básicamente en un reemplazo de presas planctónicas por un mayor consumo de macroinvertebrados bentónicos, ya que un aumento del tamaño permite capturar y manipular presas mayores y más nutritivas. Atendiendo a esto, el conjunto de la diversidad en la dieta fue similar para todos los intervalos de talla en este estudio. Además, el Pez Sol está adaptado a alimentarse del bentos (Kieffer & Colgan 1993), por lo que los estadios juveniles de insectos (ninfas y larvas) son probablemente más vulnerables que los nadadores más activos. En el presente trabajo, estos últimos tipos de presa, tales como adultos de Heteroptera (fundamentalmente de la familia Corixidae) o pequeños peces (*Gambusia*), tuvieron más importancia para los individuos de mayor tamaño, los cuales desplegarían un comportamiento predatorio más acusado (Kieffer & Colgan 1993).

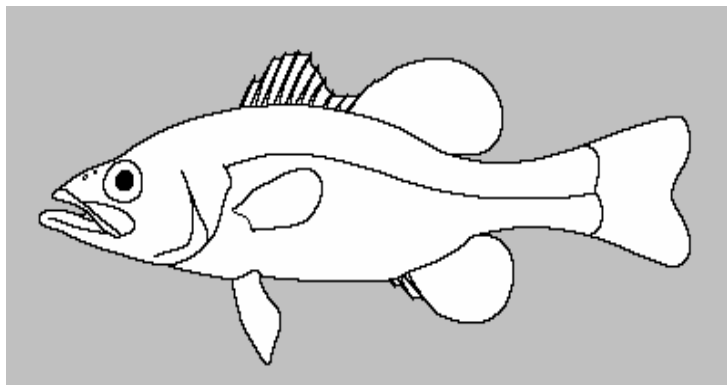
Las diferencias entre ríos para los distintos parámetros de la dieta en varios tipos de presa, así como para sus selectividades podrían responder a las diferencias en las condiciones ambientales de cada curso fluvial, que fueron máximas en verano. Así, el río Estena durante la sequía estival se transforma en un ambiente de carácter léntico, lo que propicia que los crustáceos planctónicos puedan ser apreciables en la dieta de los Peces Sol de menor talla, ya que el zooplancton es un importante recurso trófico para los individuos pequeños en áreas de su distribución natural (Robinson et al. 2000). De la misma manera, la *Gambusia* podría ser más fácilmente capturada en aguas de escasa

corriente. También se podría explicar en este mismo sentido la desigual importancia de otras presas dependiendo del tramo estudiado. Quizá las ninfas de Ephemeroptera y Plecoptera, que presentan un fuerte carácter reófilo, seleccionan microhábitats fuera del alcance del Pez Sol en el río Estena, por lo que éste se alimenta mayoritariamente de otras presas con menor contenido energético como las larvas de Diptera (Salonen et al. 1976), haciéndolo con un índice de selectividad mayor que en el río Bullaque. En este último río, la selección positiva de las larvas de Trichoptera sugiere la importancia de esta categoría de presa en la alimentación del Pez Sol. Estas mismas larvas proporcionaron más biomasa en la dieta de los peces pertenecientes al intervalo menor del río Estena, pese a que su selección en este curso fue prácticamente neutra. Por tanto, la variación espacial en los hábitos alimentarios de esta especie probablemente refleja no sólo una variación en el suministro alimentario, sino también una elevada plasticidad trófica. Tal versatilidad ya ha sido mencionada para otros caracteres vitales del Pez Sol (Bhagat et al. 2006; Copp & Fox 2007; Fox et al. 2007), desplegando un comportamiento altamente oportunista dependiente de los recursos disponibles.

Teniendo en cuenta el conjunto de resultados referentes a la alimentación del Pez Sol, el impacto potencial de esta especie invasora sobre la red trófica estaría en relación con una reducción de la abundancia de macroinvertebrados bentónicos y con el establecimiento de competencia trófica con peces nativos (Rodríguez-Jiménez, 1987). En concreto, especies endémicas de la familia Cyprinidae como el Calandino *S. alburnoides* podrían verse afectadas seriamente por la dispersión de este pez introducido, ya que su principal fuente de alimento son las ninfas de Ephemeroptera y las larvas de Diptera y Trichoptera (Coelho et al. 1997). Además, el Calandino representa un complejo hibridogenético y el Pez Sol podría solapar su dieta de forma

diferenciada entre sexos y grupos de ploidía, alterando las proporciones naturales de este complejo de especies (Gomes-Ferreira et al. 2005).

4.4. Hábitos alimentarios y condición corporal del Blacbás



Blacbás *Micropterus salmoides*

El curso principal de la cuenca en estudio (río Guadiana) y el embalse de Torre de Abraham seguramente albergan individuos de Blacbás de mayor porte que los encontrados en Cabañeros (Doadrio 1997). Debido a la distancia entre el río Guadiana y el tramo estudiado del río Bullaque (más de 50 km), es probable que la población de éste último reciba principalmente individuos de pequeño tamaño, por tanto con menor capacidad natatoria, cuando se libera agua desde el embalse situado aguas arriba y que supondría un área fuente. De hecho, Clark et al. (1998) observaron cómo las orillas de estos ambientes artificiales proporcionan zonas adecuadas para la nidificación y el reclutamiento de especies emparentadas con el Blacbás, siempre que se mantengan unas fluctuaciones de nivel moderadas. Este tipo de reforzamiento en la población del río Bullaque puede ser la razón por la que el tamaño medio sea inferior que el del área nativa.

Las categorías de presas en la dieta del Blacbás fueron muy distintas a las encontradas en su distribución original. En el río Bullaque consumió gran cantidad de organismos bentónicos, ya fueran invertebrados o peces como la Colmilleja de hábitos epibentónicos. Sin embargo, la Gambusia, de carácter más nectónico, también alcanzó cierta importancia como biomasa ingerida. La importancia de las presas ligadas al fondo fue menor en los Blacbases de origen nativo, siendo destacables las categorías de insectos cercanos a la superficie del agua (Heteroptera de la familia Gerridae, adultos de mariposas y avispas). El Blacbás es principalmente consumidor de especies nectónicas en su área nativa (Scott & Crossman 1979), aunque es capaz de variar ampliamente sus preferencias alimentarias según la disponibilidad ambiental en áreas introducidas (Lever 1996). Dentro de la categoría de presa Centrarchidae, se observó el consumo de individuos más pequeños de esta misma especie. El canibalismo en este pez ya había sido descrito por Nicola et al. (1996b) en la cuenca hidrográfica del Guadiana. Es

posible que este comportamiento esté relacionado con un mecanismo natural de regulación poblacional (Andersson et al. 2007). El consumo de materia vegetal sólo fue observado en el río Bullaque, probablemente porque cierta cantidad de vegetación acuática sea ingerida al capturar presas cerca del fondo. García-Berthou (2002) y Blanco et al. (2003) también encontraron esta categoría en la dieta de poblaciones introducidas de Blacbás.

El presente trabajo mostró claramente un aumento de la piscivoría con el tamaño en el área nativa. En este sentido, Fritts & Pearsons (2006) observaron la necesidad de que se cumplan ciertos requisitos de tamaño entre especies del género *Micropterus* y los peces que servirían de presa para que se pueda llevar a cabo la depredación. Un patrón similar fue recogido en el río Bullaque, donde sin embargo este tipo de presas tuvieron menor importancia en la dieta. En el lago de Bañolas (nordeste de España), García-Berthou (2002) describió cómo el Blacbás se especializa en el consumo de peces a medida que aumenta de tamaño durante la ontogenia; aunque también observó la menor piscivoría de esta especie, probablemente relacionada con la baja riqueza de la fauna de peces en las comunidades ibéricas (Aparicio et al. 2000). El aumento de especialización trófica con el tamaño y la diferente importancia de los peces como presas entre las áreas de estudio son las razones de que la diversidad en la dieta encontrada en Cabañeros disminuyese con el tamaño y que además dicha diversidad sea inferior en el área nativa.

Huskey & Turingan (2001) describieron diferentes ecotipos tróficos en esta especie dentro de su rango de distribución para adaptarse a diferentes disponibilidades en los recursos alimentarios. Esa plasticidad puede haber permitido al Blacbás presentar diferentes estrategias alimentarias en cada área de estudio. Así, mostraría una mayor especialización piscívora en el área nativa, mientras que actuaría como una especie más generalista en el río Bullaque, con preferencia por el consumo de invertebrados. Este

régimen alimentario en Cabañeros quizá responda a que, debido al menor tamaño de los Blacbases, los invertebrados supondrían recursos tróficos más disponibles que los peces, siendo los primeros más fáciles de capturar, por lo que esto ayudaría a reducir costes relacionados con la búsqueda, la persecución y la manipulación de presas (Griffiths 1980). Además, especies depredadoras adecuadas para capturar este pez (garzas, águilas pescadoras u otras especies de peces piscívoros en su area nativa) son escasas en Cabañeros. Por tanto, el estrés ambiental debería ser menor, así como la inversión energética en estrategias antidepredatorias (Huuskonen & Karjalainen 1997). Otro factor biótico importante que puede tener influencia en su alimentación es que la competencia por diferentes recursos podría ser más acusada en las comunidades más complejas de su área nativa (Fuller et al. 1999). Todas estas consideraciones en cuanto al balance energético del Blacbás en el río Bullaque pueden explicar por qué esta población presenta mayor frecuencia de estómagos con contenido y mejor condición física en este curso fluvial. La amenaza más importante de esta especie en el ecosistema acuático de Cabañeros está relacionada con el establecimiento de interacciones de depredación con especies endémicas que actualmente son escasas en Cabañeros.

4.5. Hábitos alimentarios de la Nutria



Nutria *Lutra lutra*

La Nutria es capaz de adaptar su ciclo biológico a la variación ambiental de los recursos disponibles, pudiendo reproducirse en cualquier momento del año. En este sentido, Ruiz-Olmo et al. (2002) demostraron que la sequía estival es un factor regulador muy importante para la abundancia de la Nutria, determinando muchas veces su éxito reproductor en ambientes mediterráneos. En el río Estena, el estrés hídrico comienza en primavera y se acentúa en verano, momento en el que la abundancia de Nutria fue menor, mientras que en la misma estación se observó una mayor proporción de excrementos en el río Bullaque, donde el refugio no sería limitante con un flujo de agua asegurado por la regulación del caudal.

Pérez-Bote (2004) describió cómo los macroinvertebrados bentónicos suponían un importante recurso alimentario para el Cangrejo Rojo en el río Guadiana. En nuestro estudio se observó un incremento en la disponibilidad de alimento en forma de macroinvertebrados bentónicos en el río Bullaque durante el verano. Quizá esto conllevó también un aumento en el principal recurso trófico de la Nutria, el Cangrejo Rojo, contribuyendo a una mayor abundancia de la misma. Por otra parte, Ilhéu (2003) cuantificó una gran proporción de Cangrejos Rojos enterrados durante el verano en un río mediterráneo de escaso caudal. Esto podría suceder en el río Estena en esa misma estación, por lo que este crustáceo sería menos accesible para la Nutria. Así, ante la ausencia de presas asequibles o hábitats más restrictivos, la Nutria podría abandonar temporalmente su territorio (Reid et al. 1994; Ruiz-Olmo et al. 2001).

La Nutria es una especie eminentemente piscívora en ecosistemas poco intervenidos (Delibes 1990; Prenda & Granado-Lorencio 1996). Clavero et al. (2003) demostraron que la introducción del Cangrejo Rojo Americano ha desplazado a los peces como presas, alterando profundamente el comportamiento alimentario de la Nutria en muchos ríos ibéricos. Es probable que el Cangrejo Rojo suponga un recurso

trófico de escaso valor energético (Elvira et al. 1996; Ruibeja 1996), pero su actual abundancia y facilidad de captura por parte de la Nutria en comparación con otras presas (peces, anfibios, culebras) compensaría ese déficit nutritivo, alcanzando tanta importancia en su dieta. Blanco-Garrido et al. (2008) demostraron en tramos del bajo Guadiana que la Nutria sigue siendo mayoritariamente piscívora, aunque con predominio de especies exóticas, posiblemente debido al declive de las comunidades nativas (Aparicio et al. 2000). En Cabañeros, tras el Cangrejo Rojo, la Nutria consume preferentemente peces autóctonos, aunque el Blacbás contribuye de manera considerable al total de biomasa ingerida, particularmente en el río Bullaque. En cuanto a otros vertebrados es destacable la contribución de aves ligadas al medio acuático como la Focha común *Fulica atra* L. y la Gallineta *Gallinula chloropus* L., así como de culebras de agua del género *Natrix*, siendo otros vertebrados de consumo más ocasional. Los insectos fueron frecuentes, pero su aporte energético escaso.

Prenda & Granado-Lorencio (1996) constaron la importancia de la cobertura arbustiva en los tramos seleccionados por la Nutria. Esta asociación sólo tiene implicaciones en cuanto a hábitat físico, ya que los trabajos donde se describe una explotación trófica de la vegetación riparia son escasos (Blas-Aritio 1970). Sin embargo, en el presente estudio fue notable el uso que hace la Nutria de recursos estacionales de origen vegetal, como los frutos de maduración estival. Este consumo fue sensiblemente superior en el río Estena, donde probablemente se encuentra mejor conservada la orla original de vegetación riparia. Quizá la Nutria esté actuando en cierta medida como un agente dispersante de ese tipo de semillas, comportamiento que ha sido escasamente descrito.

Las diferencias más notables entre ríos en cuanto a la alimentación de la Nutria estuvieron relacionadas con la variación en el consumo de Cangrejo Rojo a lo largo del

año. Brzezinski et al. (2006) observaron que los cangrejos de río exóticos aparecían en torno al 50% de los excrementos analizados durante el verano en un río europeo de la región eurosiberiana. Esta proporción fue superior en el río Bullaque, probablemente debido a que presenta un régimen hídrico similar a otros cursos fluviales de la región templada, pero con un registro de temperaturas superior por encontrarse en la región mediterránea, lo que posibilita una mayor producción de los cangrejos de río (Oluoch 1990; Carmona-Osalde et al. 2004). Las fuentes de alimento nativo tales como frutos, peces de los grupos del Calandino y la Pardilla y la categoría de otros vertebrados, supusieron más del 50% y del 90% de la biomasa ingerida en el río Estena durante la primavera y el invierno, respectivamente. Esto demuestra que la Nutria, en un entorno sometido a una dinámica ecológica natural, conserva la capacidad para explotar recursos tróficos autóctonos durante las épocas más restrictivas para el consumo de Cangrejo Rojo.

El patrón de uso estacional del Cangrejo Rojo es en gran medida responsable de la variación en la diversidad trófica a lo largo del año. Así, el mayor consumo de Cangrejo Rojo va ligado a un descenso del índice de diversidad en el río Bullaque. En el río Estena, también coincide el mayor porcentaje de biomasa ingerida de esta presa con la menor diversidad en primavera. Sin embargo, el consumo de Cangrejo Rojo en el río Bullaque fue mucho mayor durante el verano y la diversidad no llegó a ser tan baja como en el río Estena durante la primavera, debido probablemente a una mayor riqueza en la dieta de las Nutrias del río Bullaque, donde pueden capturar especies exóticas de peces más abundantes que en el río Estena. Las diferencias encontradas en la diversidad de la dieta durante el invierno pueden deberse a la menor disponibilidad del Cangrejo Rojo y de los peces, debido a su menor actividad o a las condiciones de crecida del río en esta época, lo que provoca que la Nutria se concentre en capturar un número menor

de categorías de presa, que sean más abundantes como el Calandino o con mayor tasa metabólica y no restringidas al medio acuático en el caso de otros vertebrados. Todo esto pone de manifiesto que son las diferentes disponibilidades tróficas las que marcan el comportamiento alimentario de la Nutria, lo cual es reflejo de una alimentación oportunista y de una gran plasticidad trófica (Clavero et al. 2003).

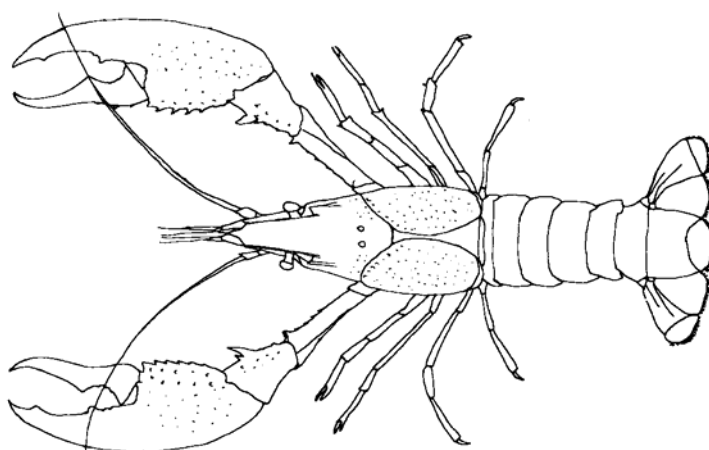
Blanco-Garrido et al. (2008) observaron que la Nutria seleccionaba positivamente especies del género *Luciobarbus*, rechazaba los Peces Sol y los Blacbases y tenía una selección neutra para el resto de peces consumidos. Según estos autores, esto se debía a la gran abundancia de los Barbos y al elevado aporte en biomasa que supondrían teniendo en cuenta el tamaño que pueden alcanzar, mientras que los peces de la familia Centrarchidae presentan estructuras antidepredatorias como radios duros en las aletas o espinas operculares, lo que dificulta su manejo. En el presente trabajo, el patrón de selección de presas fue muy diferente. Probablemente varios factores podrían explicar este hecho. Por un lado, el estudio de Blanco-Garrido et al. (2008) se realizó en primavera, mientras que las muestras analizadas en el presente trabajo fueron recogidas en verano, cuando las interacciones bióticas son mayores (Godinho et al. 1997). En Cabañeros, los Barbos fueron escasos y de pequeño tamaño. Los Blacbases tampoco alcanzaron grandes tallas en Cabañeros, por lo que no deberían presentar un gran desarrollo de estructuras antidepredatorias. Finalmente, Blanco-Garrido et al. (2008) no consideraron al Cangrejo Rojo para el cálculo de las disponibilidades de alimento, y su inclusión podría hacer disminuir considerablemente la proporción de otras presas en el medio.

Un resultado destacable de nuestro estudio fue el aparente rechazo del Cangrejo Rojo por parte de la Nutria. A pesar de su elevado consumo e importancia en la dieta, la abundancia de esta especie en el ambiente fue tan superior al resto de presas que los

índices de selectividad registrados en ambos ríos fueron negativos. Las diferencias encontradas en los valores del índice de selectividad entre ríos podrían responder a la mayor capacidad de la Nutria para desplegar una estrategia piscívora en el río Estena, ya que el Cangrejo Rojo se encontraría más inaccesible durante el verano en este curso.

Los resultados de nuestro trabajo muestran cómo la dieta de la nutria ha cambiado radicalmente en la zona de Montes de Toledo en estas últimas décadas. Cuesta (1994) describió la alimentación de la Nutria en la década de 1970 en un entorno cercano al actual Parque de Cabañeros. Entonces, la Nutria se alimentaba fundamentalmente de peces autóctonos, además de una notable proporción de anfibios y culebras. Actualmente, la presa más importante es el Cangrejo Rojo Americano y los peces alóctonos han ganado importancia en detrimento de los autóctonos. Otro dato destacable es la variación en el consumo de otros vertebrados, que eran capturados mayoritariamente en primavera y verano, mientras que hoy día lo son en invierno y otoño, probablemente debido a la menor disponibilidad de Cangrejo Rojo en esas estaciones.

4.6. Discusión general



Cangrejo Rojo Americano *Procambarus clarkii*

Los cursos fluviales de tipo mediterráneo muestran normalmente amplias fluctuaciones en el régimen de caudal en un ciclo anual (Gasith & Resh 1999). El río Bullaque perdió esa variación estacional cuando fue construida una presa en 1974, por lo que este río presenta actualmente un flujo continuo desde el embalse de Torre de Abraham, con pequeñas variaciones en el nivel del agua a lo largo de todo el año. Esta es la principal razón que explica las diferencias tan acusadas en las características abióticas y bióticas entre los ríos estudiados. El caudal en cursos mediterráneos no regulados varía interanualmente de forma marcada, aunque la aparición de ciclos “secos” y “húmedos” a más largo plazo (>10 años) también es relativamente común (Gasith & Resh 1999). Esto es lo que parece haber ocurrido durante el periodo de estudio de este trabajo, teniendo en cuenta las similitudes en el perfil de caudal entre los dos años de muestreo. En particular, este periodo de estudio podría ser ubicado dentro de un ciclo “seco”.

Los obstáculos transversales acarrear cambios dramáticos en los ecosistemas fluviales, modificando el entorno desde un ambiente donde el agua se mueve libremente (medio lótico) hasta un sistema más estático (medio léntico) (Mooney & Hobbs 2000). La fauna autóctona mediterránea no está adaptada a esta perturbación del hábitat que cambia profundamente los regímenes hídricos, por lo que la estructura de las comunidades se altera. Esto conlleva que los ecosistemas nativos sean más vulnerables ante las invasiones biológicas, ya que esas nuevas condiciones favorecen el establecimiento y la dispersión de las especies exóticas, que suelen ser de características más limnófilas, además de que también suelen ser más resistentes ante pérdidas de calidad del agua (Elvira et al. 1998c).

Atendiendo a los resultados del presente trabajo, los principales impactos de las especies exóticas estudiadas sobre la fauna fluvial de Cabañeros consisten en la

alteración de la red trófica por competencia, la depredación y el desplazamiento de las presas autóctonas de la dieta de consumidores superiores.

Las áreas protegidas representan un instrumento de gestión imprescindible para equilibrar las necesidades de conservación y uso de los recursos naturales. Sin embargo, la efectividad de estos espacios para proteger ecosistemas acuáticos continentales ha sido menor respecto a los ambientes terrestres (Nel et al. 2007, Roux et al. 2008). Esto se debe a que la longitud y el tamaño de la mayoría de ríos hace difícil englobar áreas de cabecera y desembocadura en la misma área protegida. Aunque gran parte del tramo se encuentre bajo protección, las perturbaciones que se producen en el resto del recorrido, sobre todo aguas arriba, terminan por afectar a todo el río. Una vez que se ha determinado un área con un nivel alto de protección, por ejemplo como Parque Nacional, siempre conviene delimitar un área tampón donde puedan llevarse a cabo actividades de menor impacto, fundamentalmente relacionadas con el ocio o el aprovechamiento extensivo del territorio. Esto supondría un mecanismo eficaz para alejar y atenuar los efectos de otras actividades más lesivas contra el entorno (urbanización, infraestructuras, agricultura y ganadería intensiva). En particular, los residuos procedentes de la actividad agropecuaria pueden percolar y alcanzar el nivel freático, con lo que terminarán por llegar hasta los cursos de agua circundantes.

La fauna del Parque Nacional de Cabañeros es muy valiosa desde el punto de vista de su conservación, por lo que necesita ser protegida del impacto negativo de la degradación del hábitat y de las especies invasoras. Por ello, se hace necesario preservar o restaurar las condiciones de hábitat lótico que permiten el desarrollo de las especies nativas y dificultan la colonización de las introducidas (Crivelli 1995; Elvira 1997). A esto habría que unir medidas efectivas de control sobre las poblaciones alóctonas ya establecidas y actualmente en expansión.

En concreto, como principales directrices de gestión a medio y largo plazo se proponen las siguientes (Elvira et al. 2007): 1) Control de la regulación de caudal en el río Bullaque para asemejarlo en lo posible al régimen hidrológico natural. 2) Establecimiento de campañas de control de las especies de peces exóticas en el tramo bajo del río Estena, por ser ésta la vía de entrada hacia el área protegida, y en el río Bullaque a lo largo de todo su recorrido por el Parque, ya que pueden llegar desde el embalse aguas arriba y desde el río Guadiana aguas abajo. 3) Investigación y seguimiento demográfico de las poblaciones de peces autóctonos en relación con las características del hábitat y las comunidades exóticas. 4) Investigación y seguimiento del posible solapamiento de la dieta del Pez Sol y la de las especies nativas. 5) Investigación y seguimiento de la depredación y del posible solapamiento de la dieta del Blacbás y la de las especies nativas. 6) Análisis y seguimiento de la incidencia del Cangrejo Rojo Americano sobre otras especies de interés prioritario para el Parque, particularmente al formar parte fundamental de la dieta de la Nutria. 7) Investigación y seguimiento demográfico de la Nutria con relación a la abundancia de las distintas especies de peces y de Cangrejo Rojo Americano. 8) En caso de demostrarse su conveniencia, se podría considerar el inicio de campañas de control de las poblaciones de Cangrejo Rojo Americano. 9) Habilitar áreas tampón, particularmente en el límite oriental y norte del Parque para alejar la fuente de perturbación que supone la actividad agropecuaria sobre el río Bullaque y para mejorar la protección de la cabecera del río Estena.

5. Conclusiones



Presa de Torre de Abraham

Las características limnológicas actualmente presentes en el río Bullaque, con un caudal regulado por una presa y un aporte extra de nutrientes derivados de la actividad agrícola, han alterado las comunidades de macroinvertebrados bentónicos existentes, modificando parámetros poblacionales, la estructura trófica, las estrategias reproductivas y el uso del microhábitat.

El río Bullaque se encuentra más influenciado por las especies de peces exóticas, que parecen haberse aclimatado mejor a este entorno. Por el contrario, la ictiofauna endémica está mejor representada en el río Estena. La abundancia del Cangrejo Rojo Americano en ambos ríos es muy elevada, por lo que ésta es la especie que supone más riesgos para la conservación de este espacio protegido, pudiendo alterar el ecosistema fluvial de múltiples formas.

La mejor condición corporal y los hábitos alimentarios del Pez Sol en el río Bullaque sugieren que este pez está siendo favorecido por las alteraciones humanas. El impacto potencial de esta especie introducida sobre la red trófica estaría relacionado con una reducción de la abundancia de macroinvertebrados bentónicos y con el establecimiento de competencia por el alimento con los peces endémicos.

El Blacbás presenta mejor condición corporal en el río Bullaque respecto a su situación nativa, probablemente por falta de competidores y depredadores aptos y por la alta disponibilidad de recursos tróficos no adaptados a la presencia de peces piscívoros. Esta especie podría suponer una seria amenaza para los peces autóctonos, pudiendo depredar sobre ellos.

La Nutria adapta sus hábitos alimentarios a las determinadas condiciones de cada río en Cabañeros. Antes de la introducción del Cangrejo Rojo Americano, la

Nutria se comportaba como un especialista piscívoro; mientras que actualmente ha cambiado radicalmente su dieta, basándose principalmente en el consumo de cangrejos.

La degradación del hábitat causada por las actividades humanas tales como la regulación hídrica y la contaminación sobre los cursos fluviales mediterráneos afecta negativamente a las comunidades nativas, mientras que puede favorecer el establecimiento y la dispersión de las especies exóticas, que perturban la red trófica del Parque Nacional de Cabañeros por medio de competencia alimentaria, depredación o por desplazamiento de presas nativas consumidas por depredadores autóctonos.

5. Conclusions



Río Bullaque

Bullaque River currently presents flow regulation by a dam and an increase of nutrients from agricultural activity. These limnological characteristics have disturbed the existing benthic macroinvertebrates communities with reference to population parameters, trophic structure, breeding strategies and microhabitat selection.

Bullaque River is more affected by exotic fishes, which can be better acclimatized to this environment. Conversely, endemic fish fauna is better represented in Estena River, while Red Swamp Crayfish abundance is very high in both rivers. For this reason, the abundance of this crayfish is one of the main risks for the conservation of this protected area, due to its potential impact on the fluvial ecosystem by means of multiple ways.

The better body condition and the different feeding habits of the Pumpkinseed in Bullaque River suggest this fish is favoured by human disturbances. The potential impact of this introduced species on food web would be in relation to a reduction of benthic macroinvertebrate abundances and the establishment of competition for food with endemic fish.

Largemouth Bass shows better body condition in Bullaque River with reference to native situation, probably due to the lack of suitable competitors and predators, and the high food resources availability poorly adapted to the presence of piscivorous fish. This species could mean a serious threat for native fishes by means of predation.

Otter fits its feeding habits to the conditions in every river from Cabañeros. Otter behaved as a piscivorous specialist before the introduction of Red Swamp Crayfish. Nowadays, Otter has drastically changed its diet, which is chiefly based on the consumption of crayfish.

Habitat degradation caused by human activities such as water regulation and pollution on Mediterranean water courses negatively affect native communities, whereas those activities can favour the establishment and spread of exotic species, which disturb food web from Cabañeros National Park by means of trophic competition, predation or by displacement of native prey for autochthonous predators.

6. Bibliografía



- Alba-Tercedor, J. & Prat, N. 1992. Spanish experience in the use of macroinvertebrates as biological pollution indicators. En: Newman, P., Piavaux, A. & Sweeting, R., eds. River Water Quality Ecological Assessment and Control. Bruselas: Commission of the European Communities, EUR III, pp. 733-738.
- Alba-Tercedor, J. & Pujante, A. 2000. Running-water biomonitoring in Spain. Opportunities for a predictive approach. En: Wright, J.F., Sutcliffe, D.W. & furse, M., eds. Assessing the Biological quality of Freshwater: RIVPACS and similar techniques. Freshwater Biological Association, pp. 207-216.
- Alcaraz, C. & García-Berthou, E. 2007. Food of an endangered cyprinodont (*Aphanius iberus*): ontogenetic diet shift and prey electivity. Environmental Biology of Fishes 78(3): 193-207.
- Allan, J.D. 1995. Stream Ecology. Structure and Function of Running Waters. London: Chapman & Hall. 388 pp.
- Almodóvar, A., Suárez, J., Nicola, G.G. & Nuevo, M. 2001. Genetic introgression between wild and stocked brown trout in the Douro River Basin, Spain. Journal of Fish Biology 59 (supp. A): 68–74.
- Almodóvar, A., Nicola, G.G., Elvira, B. & García-Marín, J.L. 2006. Introgression variability among Iberian brown trout Evolutionary Significant Units: the influence of local management and environmental features. Freshwater Biology 51(6): 1175–1187.
- Alonso, F. 2001. Efficiency of electrofishing as a sampling method for freshwater crayfish populations in small creeks. Limnetica 20(1): 59-72.
- Altindag, A. & Yigit, S. 2005. Assessment of heavy metal concentrations in the food web of lake Beysehir, Turkey. Chemosphere 60: 552-556.

- Andersson, J., Byström, P., Claessen, D., Persson, L. & De Roos, A.M. 2007. Stabilization of population fluctuations due to cannibalism promotes resource polymorphism in fish. *The American Naturalist* 169(6): 820-829.
- Angeler, D.G., Sánchez-Carrillo, S. García, G. & Álvarez-Cobelas, M. 2001. The influence of *Procambarus clarkii* (Cambaridae, Decapada) on water quality and sediment characteristics in a Spanish floodplain wetland. *Hydrobiologia* 464: 89-98.
- Aparicio, E., Vargas, M.J., Olmo, J.M. & de Sostoa, A. 2000. Decline of native freshwater fishes in a Mediterranean watershed on the Iberian Peninsula: a quantitative assessment. *Environmental Biology of Fishes* 59: 11-19.
- Bagamian, K.H., Heins, D.C. & Baker, J.A. 2004. Body condition and reproductive capacity of three-spined stickleback infected with the cestode *Schistocephalus solidus*. *Journal of Fish Biology* 64: 1568-1576.
- Benejam, L. Aparicio, E., Vargas, M.J., Vila-Gispert, A. & García-Berthou, E. 2008. Assessing fish metrics and biotic indices in a Mediterranean stream: effects of uncertain native status of fish. *Hydrobiologia* 603: 197-210.
- Bhagat, Y., Fox, M.G. & Ferreira, M.T. 2006. Morphological differentiation in introduced pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (L.) occupying different habitat zones in Portuguese reservoirs. *Journal of Fish Biology* 69(Supp. C): 79-94.
- Blanco, S., Romo, S., Villena, M.J. & Martínez, S. 2003. Fish communities and food web interactions in some shallow Mediterranean lakes. *Hydrobiologia* 506/509: 473-480.

- Blanco-Garrido, F., Prenda, J. & Narváez, M. 2008. Eurasian otter (*Lutra lutra*) diet and prey selection in Mediterranean streams invaded by centrarchid fishes. *Biological Invasions* 10(5): 641-648.
- Blas-Aritio, L. 1970. Vida y costumbres de los Mustélidos españoles. Madrid: Servicio de Pesca Continental, Caza y Parques Nacionales. 221 pp.
- Boyero, L., Valladolid, M. & Arauzo, M. 2005. Dynamics of invertebrate benthic communities and drift in a regulated river of central Spain. *International Review of Hydrobiology* 90(4): 392-411.
- Brooks, A.J., Haeusler, T. Reinfelds, I. & Williams, S. 2005. Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. *Freshwater Biology* 50: 331-344.
- Brzezinski, M. Romanowski, J., Kopczynski & Kurowicka, E. 2006. Habitat and seasonal variations in diet of otters, *Lutra lutra* in eastern Poland. *Folia Zoologica* 55(4): 337-348.
- Brown, L.R. & Moyle, P.B. 1991. Changes in habitat and microhabitat partitioning within an assemblage of stream fishes in response to predation by sacramento squawfish (*Ptychocheilus grandis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 849-856.
- Caiola, N. & de Sostoa, A. 2005. Possible reasons for the decline of two native toothcarps in the Iberian Peninsula: Evidence of competition with the introduced Eastern mosquitofish. *Journal of Applied Ichthyology* 21: 358-363.
- Campos, J.L., Posada, D. & Morán, P. 2008. Introgression and genetic structure in northern Spanish Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) populations according to mtDNA data. *Conservation Genetics* 9: 157-169.

- Capdevila-Argüelles, L., Iglesias-García, A., Orueta, J.F. & Zilletti, B. 2006. *Especies Exóticas Invasoras: diagnóstico y bases para la prevención y el manejo*. Madrid: Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. 287 pp.
- Carmona-Osalde, C., Rodríguez-Serna, M. Olvera-Novoa, M.A. & Gutierrez-Yurrita, P.J. 2004. Gonadal development, spawning, growth and survival of the crayfish *Procambarus llamas* at three different water temperatures. *Aquaculture* 232: 305-316.
- Carpenter, S.R. 2005. Eutrophication of aquatic ecosystems: Bistability and soil phosphorus. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102(29): 10002-10005.
- Chesson, J. 1978. Measuring preference in selective predation. *Ecology* 59: 211-215.
- Chester, H. & Norris, R. 2006. Dams and flow in the Cotter River, Australia: effects on instream trophic structure and benthic metabolism. *Hydrobiologia* 572: 275-286.
- Clark, M.E., Rose, K.A., Chandler, J.A., Richter, T.J., Orth, D.J. & Winkle, W.V. 1998. Simulating smallmouth bass reproductive success in reservoirs subject to water level fluctuations. *Environmental Biology of Fishes* 51: 161-174.
- Clavero, M., Prenda, J. & Delibes, M. 2003. Trophic diversity of the otter (*Lutra lutra* L.) in temperate and Mediterranean freshwater habitats. *Journal of Biogeography* 30: 761-769.
- Coelho, M.M., Martins, M.J., Collares-Pereira, M.J. & Pires, A.M. 1997. Diet and feeding relationships of two Iberian cyprinids. *Fisheries Management and Ecology* 4: 83-91.

- Consuegra, S., Verspoor, E., Knox, D. & García de Leaniz, C. 2005. Asymmetric gene flow and evolutionary maintenance of genetic diversity in small, peripheral Atlantic salmon populations. *Conservation Genetics* 6: 823-842.
- Copp, G.H. & Fox, M.G. 2007. Growth and life history traits of introduced pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) in Europe, and the relevance to its potential invasiveness. En: Gherardi, F., ed. *Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats*. Springer, pp. 289-306.
- Cowx, I.G. 2002. Analysis of threats to freshwater fish conservation: past and present challenges. En: Collares-Pereira, M.J., Cowx, I.G. & Coelho, M.M., eds. *Conservation of Freshwater Fishes: Options for the Future*. Oxford: Fishing News Books, pp. 201-220.
- Crivelli, A.J. 1995. Are fish introductions a threat to endemic freshwater fishes in the northern Mediterranean region? *Biological Conservation* 72: 311-319.
- Crivelli, A.J. 2002. The role of protected areas in freshwater fish conservation. En: Collares-Pereira, M.J., Cowx, I.G. & Coelho, M.M., eds. *Conservation of Freshwater Fishes: Options for the Future*. Oxford: Fishing News Books, pp. 373-388.
- Cruz, M.J., Rebelo, R. & Crespo, E.G. 2006. Effects of an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*, on the distribution of south-western Iberian amphibians in their breeding habitats. *Ecography* 29: 329-338.
- Cuesta, M. 1994. *Bioecología de los mustélidos en los Montes de Toledo*. Tesis Doctoral. Madrid: Universidad Complutense de Madrid. 354 pp.
- Delibes, M. (ed.) 1990. *La nutria (Lutra lutra) en España*. Madrid: Serie Técnica, ICONA. 198 pp.

- Delibes, M. & Adrián, M.I. 1987. Effects of crayfish introduction on otter *Lutra lutra* food in the Doñana National Park, SW Spain. *Biological Conservation* 42: 153-159.
- Díaz, M., Bonal, R. & Muñoz, A. 2004. Vertebrados Terrestres. En: Canseco, V.G. & Asensio, B., eds. *La Red de Parques Nacionales de España*. Madrid: Organismo Autónomo Parques Nacionales, pp. 284-298.
- Diéguez-Uribeondo, J., Cerenius, L., Dyková, I., Gelder, S.R., Henttonen, P., Jiravanichpaisal, P., Lom, J. & Söderhäll, K. 2006. Pathogens, parasites and ectocommensals. En: Souty-Grosset, C., Holdich, D.M., Noël, P.Y., Reynolds, J.D. & Haffner, P., eds. *Atlas of Crayfish in Europe*. Paris: Publications Scientifiques du MNHN, pp. 133-149.
- Doadrio, I. 1997. Ictiofauna. En: Canseco, V.G., ed. *Parque Nacional de Cabañeros*. Talavera de la Reina: Ecohábitat, pp. 155-176.
- Doadrio, I. 2002. *Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España*, 2ª edición. Madrid: Dirección General de Conservación de la Naturaleza. 374 pp.
- Doadrio, I. 2004. Peces. En: Canseco, V.G. & Asensio, B., eds. *La Red de Parques Nacionales de España*. Madrid: Organismo Autónomo Parques Nacionales, pp. 299-305.
- Edmondson, W.T. & Winberg, G.G. 1971. *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, IBP Handbook 17. 358 pp.
- Elvira, B. 1995a. Conservation status of endemic freshwater fish in Spain. *Biological Conservation* 72: 129-136.

- Elvira, B. 1995b. Native and exotic freshwater fishes in Spanish river basins. *Freshwater Biology* 33: 103-108.
- Elvira, B. 1997. Impact of introduced fish on the native freshwater fish fauna of Spain. En: Cowx, I.G., ed. *Stocking and introductions of fish*. Oxford: Fishing News Books, pp. 186-190.
- Elvira, B. 2001. Peces exóticos introducidos en España. En: Doadrio, I., ed. *Atlas y Libro Rojo de los Peces Continentales de España*. Madrid: Dirección General de Conservación de la Naturaleza, pp. 267-272.
- Elvira, B. & Almodóvar, A. 2001. Freshwater fish introductions in Spain: facts and figures at the beginning of the 21st century. *Journal of Fish Biology* 59(Supp. A): 323-331.
- Elvira, B., Almodóvar, A. & Lobón-Cerviá, J. 1991. Recorded distribution of sturgeon (*Acipenser sturio* L., 1758) in the Iberian Peninsula and actual status in Spanish waters. *Achiv für Hydrobiologie* 121(2): 253-258.
- Elvira, B., Nicola, G.G. & Almodóvar, A. 1996. Pike and red swamp crayfish: a new case on predator-prey relationship between aliens in central Spain. *Journal of Fish Biology* 48: 437-446.
- Elvira, B., Nicola, G.G. & Almodóvar, A. 1998a. Impacto de las obras hidráulicas en la ictiofauna. Dispositivos de paso para peces en las presas de España. Madrid: Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. 208 pp.
- Elvira, B., Nicola, G.G. & Almodóvar, A. 1998b. A catalogue of fish passes at dams in Spain. En: Jungwirth, M., Schmutz, S. & Weiss, S., eds. *Fish Migration and Fish Bypasses*. Oxford: Fishing News Books, pp. 203-207.

- Elvira, B., Almodóvar, A. & Nicola, G.G. 1998c. Fish communities of the middle-upper Tagus River (central Spain): a store of river regulation and exotic introductions. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 45(2): 165-171.
- Elvira, B., Almodóvar, A., Nicola, G.G. & Almeida, D. 2007. Impacto de los peces y cangrejo introducidos en el Parque Nacional de Cabañeros. En: Ramírez, L. & Asensio, B., eds. *Proyectos de investigación en parques nacionales: 2003-2006*. Madrid: Organismo Autónomo Parques Nacionales, pp.: 181-193.
- Fernández-González, F. & Pérez-Badia, R. 2004. Flora y Vegetación. En: Canseco, V.G. & Asensio, B., eds. *La Red de Parques Nacionales de España*. Madrid: Organismo Autónomo Parques Nacionales, pp. 251-271.
- Fernández-Turiel, J.L., Gimeno, D., Rodríguez, J.J., Carnicero, M. & Valero, F. 2003. Spatial and seasonal variations of water quality in a Mediterranean catchment: the Llobregat River (NE Spain). *Environmental Geochemistry and Health* 25: 453-474.
- Fjellheim, A. 1996. Distribution of benthic invertebrates in relation to stream flow characteristics in a Norwegian river. *Regulated Rivers: Research & Management* 12(2-3): 263-271.
- Fox, M.G., Vila-Gispert, A. & Copp, G.H. 2007. Life-history traits of introduced Iberian pumpkinseed *Lepomis gibbosus* relative to native populations. Can differences explain colonization success? *Journal of Fish Biology* 71(Supp. D): 56-69.
- Fritts, A.L. & Pearsons, T.N. 2006. Effects of predation by nonnative smallmouth bass on native salmonid prey: the role of predator and prey size. *Transactions of the American Fisheries Society* 135: 853-860.

- Fuller, P.L., Nico, L.G. & Williams, J.D. 1999. Nonindigenous Fishes Introduced into Inland Waters of the United States. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society special Publication 27. 613 pp.
- García-Berthou, E. 1999. Food of introduced mosquitofish: ontogenetic diet shift and prey selection. *Journal of Fish Biology* 55: 135-147.
- García-Berthou, E. 2001. Size- and depth-dependent variation in habitat and diet of the common carp (*Cyprinus carpio*). *Aquatic Science* 63: 466-476.
- García-Berthou, E. 2002. Ontogenetic diet shifts and interrupted piscivory in introduced largemouth bass (*Micropterus salmoides*). *International Review of Hydrobiology* 87(4): 353-363.
- García-Berthou, E. 2007. The characteristics of invasive fishes: what has been learned so far? *Journal of Fish Biology* 71(Supp. D): 33-55.
- García-Berthou, E. & Moreno-Amich, R. 2000. Food of introduced pumpkinseed sunfish: ontogenetic diet shift and seasonal variation. *Journal of Fish Biology* 57: 29-40.
- Gasith, A. & Resh, V.H. 1999. Streams in Mediterranean Climate Regions: Abiotic influences and biotic responses to predictable seasonal events. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 51-81.
- Geiger, W., Alcorlo, P., Baltanás, A. & Montes, C. 2005. Impact of an introduced Crustacean on the trophic webs of Mediterranean wetlands. *Biological Invasions* 7: 49-73.
- Godinho, F.N. & Ferreira, M.T. 1998a. The relative influences of exotic species and environmental factors on an Iberian native fish community. *Environmental Biology of Fishes* 51: 41-51.

- Godinho, F.N. & Ferreira, M.T. 1998b. Spatial variation in diet composition of pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*, and largemouth bass, *Micropterus salmoides*, from a Portuguese stream. *Folia Zoologica* 47(3): 205-213.
- Godinho, F.N. & Ferreira, M.T. 2000. Composition of endemic fish assemblages in relation to exotic species and river regulation in a temperate stream. *Biological Invasions* 2: 231-244.
- Godinho, F.N., Ferreira, M.T. & Cortes, R.V. 1997. The environmental basis of diet variation in pumpkinseed sunfish, *Lepomis gibbosus*, and largemouth bass, *Micropterus salmoides*, along an Iberian river basin. *Environmental Biology of Fishes* 50: 105-115.
- Godinho, F.N., Ferreira, M.T. & Castro, M.I. 1998. Fish assemblage composition in relation to environmental gradients in Portuguese reservoirs. *Aquatic Living Resources* 11(5): 325-334.
- Gomes-Ferreira, A., Ribeiro, F., Moreira da Costa, L., Cowx, I.G. & Collares-Pereira, M.J. 2005. Variability in diet and foraging behaviour between sexes and ploidy forms of the hybridogenetic *Squalius alburnoides* complex (Cyprinidae) in the Guadiana River basin, Portugal. *Journal of Fish Biology* 66: 454-467.
- Gomot, A. 1998. Toxic effects of cadmium on reproduction, development, and hatching in the freshwater snail *Lymnaea stagnalis* for water quality monitoring. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 41: 288-297.
- González, J.M., Basaguren, A. & Pozo, J. 2001. Life history and production of *Caenis luctuosa* (Burmeister) (Ephemeroptera, Caenidae) in two nearby reaches along a small stream. *Hydrobiologia* 452: 209-215.

- Griffiths, D. 1980. Foraging costs and relative prey size. *The American Naturalist* 116(5): 743-752.
- Grimalt, J.O., Ferrer, M. & Macpherson, E. 1999. The mine tailing accident in Aznalcollar. *The Science of the Total Environment* 242: 3-11.
- Grossman, G.D., de Sostoa, A., Freeman, M.C. & Lobón-Cerviá, J. 1987. Microhabitat use in a Mediterranean riverine fish assemblage. *Fishes of the lower Matarraña. Oecologia* 73: 490-500.
- Growns, I.O. & Growns, J.E. 2001. Ecological effects of flow regulation on macroinvertebrates and periphytic diatom assemblages in the Hawkesbury-Nepean River, Australia. *Regulated Rivers: Research & Management* 17(3): 275-293.
- Habsburgo-Lorena, A.S. 1983. Socioeconomic aspects of the crawfish industry in Spain. *Freshwater Crayfish* 5: 552-554.
- Harper, D.M., Smart, A.C., Coley, S., Schmitz, S., de Beauregard, A.C.G., North, R., Adams, C., Obade, P. & Kamau, M. 2002. Distribution and abundance of the Louisiana red swamp crayfish *Procambarus clarkii* Girard at Lake Naivasha, Kenya between 1987 and 1999. *Hydrobiologia* 488: 143-151.
- Harvey, B.C. 1991. Interactions among stream fishes: predator-induced habitat shifts and larval survival. *Oecologia* 87: 29-36.
- Haynes, S., Jaarola, M. & Searle, J.B. 2003. Phylogeography of the common vole (*Microtus arvalis*) with particular emphasis on the colonization of the Orkney archipelago. *Molecular Ecology* 12(4): 951-956.

- Huskey, S.H. & Turingan, R.G. 2001. Variation in prey-resource utilization and oral jaw gape between two populations of largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *Environmental Biology of Fishes* 61: 185-194.
- Huuskonen, H. & Karjalainen, J. Predator-induced respiratory responses in juveniles of vendace *Coregonus albula*, whitefish *C. lavaretus*, perch *Perca fluviatilis* and roach *Rutilus rutilus*. *Environmental Biology of Fishes* 49: 265-269.
- Ilhéu, M., Acquistapace, P. Benvenuto, C. & Gherardi, F. 2003. Shelter use of the Red-Swamp Crayfish (*Procambarus clarkii*) in dry-season stream pools. *Archiv für Hydrobiologie* 157(4): 535:546.
- Ilhéu, M., Bernardo, J.M. & Fernandes, S. 2007. Predation of invasive crayfish on aquatic vertebrates: the effect of *Procambarus clarkii* on fish assemblages in Mediterranean temporary streams. En: Gherardi, F., ed. *Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats*. Springer, pp. 543-558.
- Imbert, J.B. & Perry, J.A. 2000. Drift and benthic invertebrate responses to stepwise and abrupt increases in non-scouring flow. *Hydrobiologia* 436: 191-208.
- Jakob, E.M., Marshall, S.D. & Uetz, G.W. 1996. Estimating fitness: a comparison of body condition indices. *Oikos* 77: 61-67.
- Jowett, I.G. 2003. Hydraulic constraints on habitat suitability for benthic invertebrates in gravel-bed rivers. *River Research and Applications* 19(5-6): 495-507.
- Kieffer, J.D. & Colgan, P.W. 1993. Foraging flexibility in pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*): influence of habitat structure and prey type. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 1699-1705.
- Lakly, M.B. & McArthur, J.V. 2000. Macroinvertebrate recovery of a post-thermal stream: habitat structure and biotic function. *Ecological Engineering* 15: 87-100.

- Lever, C. 1996. *Naturalized Fishes of the World*. Bath: Academic Press. 408 pp.
- Lin, Z. & Liu, H. 2006. How species diversity responds to different kinds of human-caused habitat destruction. *Ecological Research* 21: 100-106.
- Lind, P.R., Robson, B.J. & Mitchell, B.D. 2006. The influence of reduced flow during a drought on patterns of variation in macroinvertebrate assemblages across a spatial hierarchy in two lowland rivers. *Freshwater Biology* 51: 2282-2295.
- Lods-Crozet, B., Castella, E., Cambin, D., Ilg, C., Knispel, S. & Mayor-Simeant, H. 2001. Macroinvertebrate community structure in relation to environmental variables in a Swiss glacial stream. *Freshwater Biology* 46: 1641-1661.
- Marchetti M.P., Moyle P.B. & Levine R. 2004. Invasive species profiling? Exploring the characteristics of non-native fishes across invasion stages in California. *Freshwater Biology* 49: 646-661.
- Marcy, B.C., Fletcher, D.E., Martin, F.D., Paller, M.H. & Reichert, M.J.M. 2005. *Fishes of the Middle Savannah River Basin*. Athens, GA: The University of Georgia Press. 480 pp.
- Mascheretti, S., Rogatcheva, M.B., Gunduz, I., Fredga, D. & Searle, J.B. 2003. How did pygmy shrews colonize Ireland? Clues from a phylogenetic analysis of mitochondrial cytochrome *b* sequences. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences* 270: 1593-1599.
- McKinney, M.L. & Lockwood, J.L. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 14(11): 450-453.
- Mérigoux, S. & Dolédec, S. 2004. Hydraulic requirements of stream communities: a case study on invertebrates. *Freshwater Biology* 49(5): 600-613.

- Miranda, R. & Escala, M.C. 2005. Morphometrical comparison of cleithra, opercular and pharyngeal bones of autochthonous Leusiscinae (Cyprinidae) of Spain. *Folia Zoologica* 54(1-2): 173-188.
- Mittelbach, G.G. 1984. Predation and resource partitioning in two sunfishes (centrarchidae). *Ecology* 65: 499-513.
- Mittelbach, G.G. 1988. Competition among refuging sunfishes and effects of fish density on littoral zone invertebrates. *Ecology* 69(3): 614-623.
- Mittelbach, G.G., Osenberg, G.W. & Wainwright, P.C. 1992. Variation in resource abundance affects diet and feeding morphology in the pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Oecologia* 90: 8-13.
- Mooney, H.A. & Hobbs, R.J. 2000. *Invasive Species in a Changing World*. Washington D.C.: Island Press. 457 pp.
- Moyle, P.B. & Light, T. 1996. Fish invasions in California: do abiotic factors determine success? *Ecology* 77(6): 1666-1670.
- Nel, J.L., Roux, D.J., Maree, G.A., Kleynhans, C.J., Moolman, J., Reyers, B., Rouget, M. & Cowling, R.M. 2007. Rivers in peril inside and outside protected areas: a systematic approach to conservation assessment of river ecosystems. *Diversity and Distributions* 13(3): 341-352.
- Nicola, G.G., Elvira, B. & Almodóvar, A. 1996a. Dams and fish passage facilities in the large rivers of Spain: effects on migratory species. *Archiv für Hydrobiologie* 113(10): 375-379.
- Nicola, G.G., Almodóvar, A. & Elvira, B. 1996b. The diet of introduced largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in the Natural Park of the Ruidera Lakes, central Spain. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 43: 179-184.

- Olden, J.D., Poff, N.L., Douglas, M.R., Douglas, M.E. & Fausch, K.D. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution* 19(1): 18-24.
- Olson, N.W., Paukert, C.P., Willis, D.W. & Klammer, J.A. 2003. Prey selection and diets of bluegill *Lepomis macrochirus* with differing population characteristics in two Nebraska natural lakes. *Fisheries Management and Ecology* 10: 31-40.
- Oluoch, A.O. 1990. Breeding biology of the Louisiana red swamp crayfish *Procambarus clarkii* Girard in Lake Naivasha, Kenya. *Hydrobiologia* 208: 85-92.
- Ortiz, J.D., Martí, E. & Puig, M.A. 2005. Recovery of the macroinvertebrate community below a wastewater treatment plant input in a Mediterranean stream. *Hydrobiologia* 545: 289-302.
- Osenberg, C.W., Mittelbach, G.G. & Wainwright, P.C. 1992. Two-stage life histories in fish: the interaction between juvenile competition and adult performance. *Ecology* 73: 255-267.
- Palmer, R. & O'Keeffe, J. 1995. Distribution and abundance of blackflies (Diptera: Simuliidae) in relation to impoundments in the Buffalo River, eastern Cape, south Africa. *Freshwater Biology* 33(1): 109-118.
- Pérez-Bote, J.L. 2004. Feeding ecology of the exotic red swamp crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in the Guadiana river (Sw Iberian Peninsula). *Crustaceana* 77(11): 1375-1387.
- Pérez-Bote, J.L., Soringuer, M.C. & Rodríguez-Jiménez, A.J. 2001. Nest characteristics and nesting sites of the pumpkinseed sunfish *Lepomis gibbosus* (L., 1758)

- (Osteichthyes, Centrarchidae) in the mid-Guadiana river basin: river *versus* reservoir. *Zoologica Baetica* 12: 3-13.
- Pimm, S.L. & Raven, P. 2000. Extinction by numbers. *Nature* 403: 843-845.
- Platts, W.S., Megahan, W.F. & Minshall, W.G. 1983. Methods for evaluating stream, riparian, and biotic conditions. United States Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Forest and Range Experiment Station Ogden, General Technical Report INT, 138: 1-70.
- Prenda, J. & Granado-Lorencio, C. 1996. The relative influence of riparian habitat structure and fish availability on otter *Lutra lutra* L. sprainting activity in a small Mediterranean catchment. *Biological Conservation* 76: 9-15.
- Prenda, J., Arenas, M.P., Freitas, D., Santos-Reis, M. & Collares-Pereira, M.J. 2002. Bone length of Iberian freshwater fish, as predictor of length and biomasa of prey consumed by piscivorous. *Limnetica* 21: 15-24.
- Rahel, J.F. 2002. Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 291-315.
- Rallo, A. & García-Arberas, L. 2002. Differences in abiotic water conditions between fluvial reaches and crayfish fauna in some northern rivers of the Iberian Peninsula. *Aquatic Living Resources* 15: 119-128.
- Rayego, J.L.G. 2004. Medio Físico. En: Canseco, V.G. & Asensio, B., eds. *La Red de Parques Nacionales de España*. Madrid: Organismo Autónomo Parques Nacionales, pp. 240-250.
- Reid, D.G., Code, T.E., Reid, A.C.H. & Herrero, S.M. 1994. Spacing, movements, and habitat selection of the river otter in boreal Alberta. *Canadian Journal of Zoology* 72(7): 1314-1324.

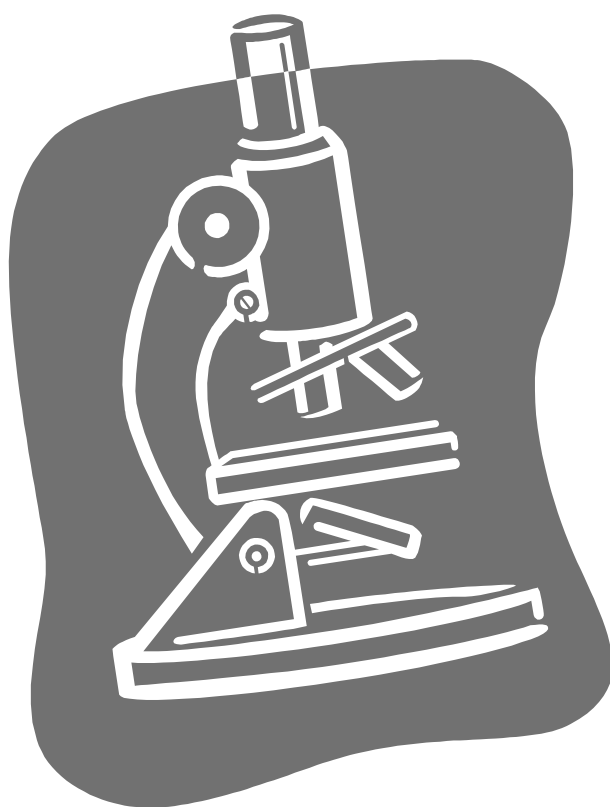
- Ribeiro, F., Elvira, B., Collares-Pereira, M.J. & Moyle, P.B. 2008. Life-history traits of non-native fishes in Iberian watersheds across several invasion stages: a first approach. *Biological Invasions* 10(1): 89-102.
- Robinson, B. W., Wilson, D. S. & Margosian, A. S. 2000. A pluralistic analysis of character release in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*). *Ecology* 81(10): 2799-2812.
- Rodríguez, C.F., Bécares, E. Fernández-Aláez, M. & Fernández-Aláez, C. 2005. Loss of diversity and degradation of wetlands as a result of introducing exotic crayfish. *Biological Invasions* 7: 75-85.
- Rodríguez-Jiménez, A. J. 1987. Relaciones tróficas de una comunidad íctica, durante el estío en el Río Aljucén (Extremadura, España). *Miscelanea Zoologica* 11: 249-256.
- Roux, D.J., Nel, J.L., Ashton, P.J., Deacon, A.R., de Moor, F.C., Hardwick, D., Hill, L., Kleynhans, C.J., Maree, G.A., Moolman, J. & Scholes, R.J. 2008. Designing protected areas to conserve riverine biodiversity: Lessons from a hypothetical redesign of the Kruger National Park. *Biological Conservation* 141: 100-117.
- Ruibaja, P. 1996. An analysis of otter *Lutra lutra* predation on introduced American crayfish *Procambarus clarkii* in Iberian streams. *Journal of Applied Ecology* 33: 1156-1170.
- Ruiz-Olmo, J., López-Martín, J.M. & Palazón, S. 2001. The influence of fish abundance on the otter (*Lutra lutra*) populations in Iberian Mediterranean habitats. *Journal of Zoology* 254: 325-336.

- Ruiz-Olmo, J., Olmo-Vidal, J.M., Mañas, F. & Batet, A. 2002. Influence of resource seasonality on the breeding patterns of the Eurasian otter (*Lutra lutra*) in Mediterranean habitats. *Canadian Journal of Zoology* 80(12): 2178-2189.
- Salonen, K., Sarvala, J., Hakala, I. & Viljanen, M. 1976. The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates. *Limnology and Oceanography* 21(5): 724-730.
- Scott, W.B. & Crossman, E.J. 1979. *Freshwater Fishes of Canada*. Ottawa: Minister of Supply and Services Canada. 966 pp.
- Seiler, S.M. & Turner, A.M. 2004. Growth and population size of crayfish in headwater streams: individual- and higher-level consequences of acidification. *Freshwater Biology* 49: 870-881.
- Smith, K.G. & Darwall, W.R.T. 2005. The status and distribution of freshwater fish endemic to the Mediterranean basin. IUCN Freshwater Biodiversity Assessment Programme, Málaga, 31 pp.
- Souty-Grosset, C., Holdich, D.M., Noël, P.Y., Reynolds, J.D. & Haffner, P. (eds.) 2006. *Atlas of Crayfish in Europe*. Paris: Publications Scientifiques du MNHN. 188 pp.
- StatSoft, Inc. 2002. STATISTICA (data analysis software system), version 6. www.statsoft.com.
- Statzner, B., Gore, J.A. & Resh, V. 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 307-360.

- Statzner, B., Dolédec, S. & Hugueny, B. 2004. Biological trait composition of European stream invertebrate communities: assessing the effects of various trait filter types. *Ecography* 27: 470-488.
- Statzner, B., Bady, P., Dolédec, S. & Schöll, F. 2005. Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an initial assessment of trait patterns in least impacted river reaches. *Freshwater Biology* 50: 2136-2161.
- Stenroth, P. & Nyström, P. 2003. Exotic crayfish in a brown water stream: effects on juvenile trout, invertebrates and algae. *Freshwater Biology* 48: 466-475.
- Suren, A.M. & Jowett, I.G. 2006. Effects of floods versus low flows on invertebrates in a New Zealand gravel-bed river. *Freshwater Biology* 51: 2207-2227.
- Suren, A.M. & Winterbourn, M.J. 1992. The influence of periphyton, detritus and shelter on invertebrate colonization of aquatic bryophytes. *Freshwater Biology* 27(3): 327-339.
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M. & Usseglio-Polatera, P. 2003. Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie. Paris: CNRS Éditions. 587 pp.
- Tscharntke, T., Steffan-dewenter, I., Kruess, A. & Thies, C. 2002. Characteristics of insect populations on habitat fragments: A mini review. *Ecological Research* 17: 229-239.
- Van Deventer, J.S. & Platts, W.S. 1985. A computer software system for entering, managing, and analyzing fish capture data from streams. Research Note INT-352, Intermountain For. & Range Research Station. U.S.D.A. Forest Service. Ogden, UT.
- Vanderploeg, H.A. & Scavia, D. 1979. Calculation and use of selectivity coefficients of feeding: zooplankton grazing. *Ecological Modelling* 7: 135-149.

- Vaquero, J. 1997. Flora vascular y vegetación. En: Canseco, V.G., ed. Parque Nacional de Cabañeros. Talavera de la Reina: Ecohábitat, pp. 95-154.
- Wade, A.J., Butterfield, D., Griffiths, T. & Whitehead, P.G. 2007. Eutrophication control in river-systems: an application of INCA-P to the river Lugg. *Hydrology and Earth System Science* 11(1):584-600.
- Warren, N., Allan, I.J., Carter, J.E., House, W.A. & Parker, A. 2003. Pesticides and other micro-organic contaminants in freshwater sedimentary environments-a review. *Applied Geochemistry* 18: 159-194.
- Weigel, B.M., Henne, L.J. & Martínez-Rivera, L.M. 2002. Macroinvertebrate-based index of biotic integrity for protection of streams in west-central Mexico. *Journal of the North American Benthological Society* 21(4): 686-700.
- Welcomme, R. L. 1992. A history of international introductions of inland aquatic species. *ICES Marine Science Symposium* 197: 3-14.
- Wootton, R.J., Elvira, B. & Baker, J.A. 2000. Life-history evolution, biology, and conservation of stream fish: introductory note. *Ecology of Freshwater Fish* 9(1-2): 90-91.
- Zippin, C. 1956. An evaluation of the removal method of estimating animal population. *Biometrics* 12: 163-189.

Apéndices



Apéndice I. Composición taxonómica de las muestras de macroinvertebrados bentónicos en el área de estudio. Se indican los grupos funcionales tróficos y las categorías de voltinismo.

| Taxón | GFT | Voltinismo | Taxón | GFT | Voltinismo |
|----------------------|------------|--------------|----------------------|------------|--------------|
| Oligochaeta | | | Megaloptera | | |
| Lumbriculidae | colector | multivoltino | <i>Sialis</i> | depredador | univoltino |
| Naididae | colector | multivoltino | Neuroptera | | |
| Mollusca | | | <i>Osmylus</i> | depredador | univoltino |
| <i>Ancylus</i> | raspador | univoltino | Coleoptera | | |
| <i>Lymnaea</i> | raspador | univoltino | <i>Eubria</i> | raspador | univoltino |
| <i>Physella</i> | raspador | univoltino | <i>Hydroporus</i> | depredador | univoltino |
| <i>Planorbis</i> | raspador | univoltino | <i>Oulimnius</i> | raspador | univoltino |
| Ephemeroptera | | | Trichoptera | | |
| <i>Baetis</i> | raspador | multivoltino | <i>Ecnomus</i> | filtrador | univoltino |
| <i>Caenis</i> | colector | multivoltino | <i>Hydropsyche</i> | filtrador | multivoltino |
| <i>Ecdyonurus</i> | raspador | univoltino | <i>Hydroptila</i> | depredador | multivoltino |
| <i>Ephemera</i> | tritador | <univoltino | <i>Orthotrichia</i> | depredador | multivoltino |
| <i>Ephemerella</i> | tritador | univoltino | <i>Philopotamus</i> | filtrador | univoltino |
| <i>Potamanthus</i> | tritador | univoltino | <i>Polycentropus</i> | depredador | univoltino |
| Plecoptera | | | <i>Rhyacophila</i> | depredador | univoltino |
| <i>Capnionura</i> | tritador | <univoltino | <i>Tinodes</i> | raspador | multivoltino |
| <i>Isoperla</i> | tritador | univoltino | Diptera | | |
| <i>Leuctra</i> | tritador | univoltino | Anthomyidae | depredador | multivoltino |
| <i>Nemoura</i> | tritador | <univoltino | Ceratopogoninae | depredador | multivoltino |
| <i>Protonemura</i> | tritador | univoltino | Empididae | depredador | univoltino |
| Odonata | | | Chironominae | colector | multivoltino |
| <i>Anax</i> | depredador | univoltino | Orthoclaudiinae | raspador | multivoltino |
| <i>Calopteryx</i> | depredador | univoltino | Tanypodinae | depredador | univoltino |
| <i>Onychogomphus</i> | depredador | <univoltino | Simuliidae | filtrador | multivoltino |
| <i>Platycnemis</i> | depredador | univoltino | Tabanidae | depredador | univoltino |
| Heteroptera | | | Tipulidae | tritador | univoltino |
| <i>Micronecta</i> | raspador | multivoltino | | | |

Apéndice IIa. Composición taxonómica de las muestras de macroinvertebrados bentónicos en el área de estudio. Se indican las densidades (ind.·m⁻²) para cada taxón en cada río durante el invierno.

| Taxón | Bullaque | Estena | Taxón | Bullaque | Estena |
|----------------------|----------|--------|----------------------|----------|--------|
| Oligochaeta | | | Megaloptera | | |
| Lumbriculidae | 107 | 250 | <i>Sialis</i> | - | - |
| Naididae | 423 | 312 | Neuroptera | | |
| Mollusca | | | <i>Osmylus</i> | - | - |
| <i>Ancylus</i> | 54 | 2 | Coleoptera | | |
| <i>Lymnaea</i> | 187 | 1 | <i>Eubria</i> | 1 | - |
| <i>Physella</i> | 276 | 13 | <i>Hydroporus</i> | 2 | - |
| <i>Planorbis</i> | - | 2 | <i>Oulimnius</i> | - | - |
| Ephemeroptera | | | Trichoptera | | |
| <i>Baetis</i> | 1068 | 263 | <i>Ecnomus</i> | - | - |
| <i>Caenis</i> | 69 | 48 | <i>Hydropsyche</i> | 21 | - |
| <i>Ecdyonurus</i> | 383 | - | <i>Hydroptila</i> | 5 | - |
| <i>Ephemera</i> | 31 | - | <i>Orthotrichia</i> | 1 | - |
| <i>Ephemerella</i> | - | - | <i>Philopotamus</i> | 2 | - |
| <i>Potamanthus</i> | 1 | - | <i>Polycentropus</i> | - | - |
| Plecoptera | | | <i>Rhyacophila</i> | - | - |
| <i>Capnioneura</i> | 14 | - | <i>Tinodes</i> | 1 | - |
| <i>Isoperla</i> | 1 | 19 | Diptera | | |
| <i>Leuctra</i> | - | 28 | Anthomyidae | - | - |
| <i>Nemoura</i> | 2 | - | Ceratopogoninae | 3 | 2 |
| <i>Protonemura</i> | 1 | - | Empididae | 8 | - |
| Odonata | | | Chironominae | 1067 | 817 |
| <i>Anax</i> | - | 3 | Orthoclaadiinae | 1654 | 1618 |
| <i>Calopteryx</i> | - | - | Tanypodinae | 1 | 4 |
| <i>Onychogomphus</i> | 9 | - | Simuliidae | 669 | 126 |
| <i>Platycnemis</i> | - | - | Tabanidae | 1 | - |
| Heteroptera | | | Tipulidae | - | - |
| <i>Micronecta</i> | - | 1 | | | |

Apéndice IIb. Composición taxonómica de las muestras de macroinvertebrados bentónicos en el área de estudio. Se indican las densidades (ind.·m⁻²) para cada taxón en cada río durante la primavera.

| Taxón | Bullaque | Estena | Taxón | Bullaque | Estena |
|----------------------|----------|--------|----------------------|----------|--------|
| Oligochaeta | | | Megaloptera | | |
| Lumbriculidae | 1615 | 326 | <i>Sialis</i> | 1 | 2 |
| Naididae | 524 | 718 | Neuroptera | | |
| Mollusca | | | <i>Osmylus</i> | - | 2 |
| <i>Ancylus</i> | 55 | 2 | Coleoptera | | |
| <i>Lymnaea</i> | - | 3 | <i>Eubria</i> | - | - |
| <i>Physella</i> | 894 | 38 | <i>Hydroporus</i> | - | - |
| <i>Planorbis</i> | 162 | - | <i>Oulimnius</i> | 1 | - |
| Ephemeroptera | | | Trichoptera | | |
| <i>Baetis</i> | 1478 | 1147 | <i>Ecnomus</i> | - | - |
| <i>Caenis</i> | 87 | 101 | <i>Hydropsyche</i> | 76 | - |
| <i>Ecdyonurus</i> | 149 | - | <i>Hydroptila</i> | - | - |
| <i>Ephemera</i> | 23 | - | <i>Orthotrichia</i> | - | - |
| <i>Ephemerella</i> | - | 7 | <i>Philopotamus</i> | - | - |
| <i>Potamanthus</i> | 1 | 11 | <i>Polycentropus</i> | 1 | - |
| Plecoptera | | | <i>Rhyacophila</i> | 1 | - |
| <i>Capnioneura</i> | 27 | - | <i>Tinodes</i> | - | - |
| <i>Isoperla</i> | - | 7 | Diptera | | |
| <i>Leuctra</i> | - | 9 | Anthomyidae | - | - |
| <i>Nemoura</i> | 35 | 2 | Ceratopogoninae | - | 1 |
| <i>Protonemura</i> | 3 | - | Empididae | 1 | - |
| Odonata | | | Chironominae | 3404 | 1465 |
| <i>Anax</i> | - | - | Orthoclaadiinae | 7178 | 3232 |
| <i>Calopteryx</i> | - | - | Tanypodinae | 1 | 2 |
| <i>Onychogomphus</i> | 25 | 2 | Simuliidae | 1693 | 203 |
| <i>Platycnemis</i> | - | - | Tabanidae | - | 1 |
| Heteroptera | | | Tipulidae | 1 | 6 |
| <i>Micronecta</i> | 3 | 1 | | | |

Apéndice IIc. Composición taxonómica de las muestras de macroinvertebrados bentónicos en el área de estudio. Se indican las densidades (ind.·m⁻²) para cada taxón en cada río durante el verano.

| Taxón | Bullaque | Estena | Taxón | Bullaque | Estena |
|----------------------|----------|--------|----------------------|----------|--------|
| Oligochaeta | | | Megaloptera | | |
| Lumbriculidae | 916 | 1286 | <i>Sialis</i> | 1 | 1 |
| Naididae | 1119 | 1658 | Neuroptera | | |
| Mollusca | | | <i>Osmylus</i> | - | - |
| <i>Ancylus</i> | - | - | Coleoptera | | |
| <i>Lymnaea</i> | 81 | - | <i>Eubria</i> | 1 | - |
| <i>Physella</i> | 1212 | 32 | <i>Hydroporus</i> | - | - |
| <i>Planorbis</i> | - | - | <i>Oulimnius</i> | - | - |
| Ephemeroptera | | | Trichoptera | | |
| <i>Baetis</i> | 2013 | 48 | <i>Ecnomus</i> | - | - |
| <i>Caenis</i> | 631 | 265 | <i>Hydropsyche</i> | 213 | - |
| <i>Ecdyonurus</i> | 67 | - | <i>Hydroptila</i> | - | 7 |
| <i>Ephemerella</i> | 29 | - | <i>Orthotrichia</i> | - | 2 |
| <i>Ephemerella</i> | - | - | <i>Philopotamus</i> | 60 | - |
| <i>Potamanthus</i> | 3 | - | <i>Polycentropus</i> | 5 | 5 |
| Plecoptera | | | <i>Rhyacophila</i> | 18 | - |
| <i>Capnionura</i> | 21 | - | <i>Tinodes</i> | 2 | - |
| <i>Isoperla</i> | 4 | - | Diptera | | |
| <i>Leuctra</i> | - | - | Anthomyidae | 3 | - |
| <i>Nemoura</i> | 12 | - | Ceratopogoninae | 7 | - |
| <i>Protonemura</i> | - | - | Empididae | - | - |
| Odonata | | | Chironominae | 1354 | 1263 |
| <i>Anax</i> | 2 | 1 | Orthoclaadiinae | 6698 | 1531 |
| <i>Calopteryx</i> | - | 16 | Tanypodinae | 126 | - |
| <i>Onychogomphus</i> | 102 | 2 | Simuliidae | 19281 | - |
| <i>Platycnemis</i> | 48 | 14 | Tabanidae | 27 | - |
| Heteroptera | | | Tipulidae | 5 | - |
| <i>Micronecta</i> | - | - | | | |

Apéndice IIId. Composición taxonómica de las muestras de macroinvertebrados bentónicos en el área de estudio. Se indican las densidades (ind.·m⁻²) para cada taxón en cada río durante el otoño.

| Taxón | Bullaque | Estena | Taxón | Bullaque | Estena |
|----------------------|----------|--------|----------------------|----------|--------|
| Oligochaeta | | | Megaloptera | | |
| Lumbriculidae | 323 | 930 | <i>Sialis</i> | - | - |
| Naididae | 846 | 2157 | Neuroptera | | |
| Mollusca | | | <i>Osmylus</i> | - | - |
| <i>Ancylus</i> | - | - | Coleoptera | | |
| <i>Lymnaea</i> | - | - | <i>Eubria</i> | 2 | 1 |
| <i>Physella</i> | - | - | <i>Hydroporus</i> | 2 | 1 |
| <i>Planorbis</i> | - | - | <i>Oulimnius</i> | - | - |
| Ephemeroptera | | | Trichoptera | | |
| <i>Baetis</i> | 971 | 78 | <i>Ecnomus</i> | 6 | - |
| <i>Caenis</i> | 118 | 49 | <i>Hydropsyche</i> | 28 | - |
| <i>Ecdyonurus</i> | 307 | 463 | <i>Hydroptila</i> | - | - |
| <i>Ephemera</i> | 122 | - | <i>Orthotrichia</i> | - | - |
| <i>Ephemerella</i> | - | - | <i>Philopotamus</i> | 2 | - |
| <i>Potamanthus</i> | 19 | - | <i>Polycentropus</i> | 25 | 1 |
| Plecoptera | | | <i>Rhyacophila</i> | - | - |
| <i>Capnioneura</i> | - | - | <i>Tinodes</i> | 1 | - |
| <i>Isoperla</i> | - | - | Diptera | | |
| <i>Leuctra</i> | - | - | Anthomyidae | - | - |
| <i>Nemoura</i> | 104 | 51 | Ceratopogoninae | - | - |
| <i>Protonemura</i> | 1 | 3 | Empididae | 3 | - |
| Odonata | | | Chironominae | 855 | 1282 |
| <i>Anax</i> | - | - | Orthoclaadiinae | 1028 | 664 |
| <i>Calopteryx</i> | 4 | - | Tanypodinae | 11 | 8 |
| <i>Onychogomphus</i> | 68 | 1 | Simuliidae | 2153 | - |
| <i>Platycnemis</i> | - | - | Tabanidae | 1 | - |
| Heteroptera | | | Tipulidae | - | 15 |
| <i>Micronecta</i> | - | - | | | |